

Université de Montréal

**Variations systématiques dans l'utilisation de l'information du visage, de la
prosopagnosie développementale à la super-reconnaissance**

par Jessica Tardif

Département de psychologie, Faculté des arts et des sciences

Mémoire présenté en vue de l'obtention du grade de M.Sc. en psychologie

Août 2016
© Jessica Tardif, 2016

Résumé

Il existe de grandes variations interindividuelles dans les habiletés pour la reconnaissance des visages. Alors que plusieurs avenues ont été explorées pour expliquer ces variations, leur source reste inconnue. L'utilisation d'information visuelle étant reliée à la performance pour n'importe quelle tâche, l'objectif du projet était d'utiliser la méthode des Bulles pour évaluer comment l'information visuelle utilisée est liée aux habiletés.

Ainsi, les habiletés pour la reconnaissance des visages ont été mesurées chez 107 participants, un large échantillon d'individus normaux provenant du spectre complet d'habiletés, incluant les extrêmes de ce spectre (i.e. prosopagnosie développementale et super-reconnaissance). Ensuite, une tâche de reconnaissance de visages célèbres a été complétée, utilisant la méthode des Bulles pour échantillonner aléatoirement l'information visuelle à chaque essai (1000). Une régression a permis de déterminer quelle information était échantillonnée de façon systématique lors des essais où le participant a répondu correctement. Cette opération résulte en une image de classification pour chaque participant, montrant l'information visuelle utilisée. Enfin, grâce à une régression de deuxième ordre, nous avons pu déterminer quelles sont les régions du visage dont l'utilisation permet de prédire les habiletés dans quatre tâches différentes. Les résultats montrent que 59% de la variation dans les habiletés peut être expliquée grâce à l'utilisation de certaines régions du visage. Plus spécifiquement, plus les participants font usage systématiquement de la région de l'œil gauche du point de vue de l'observateur, plus ils sont habiles.

Mots clés : Différences individuelles, Reconnaissance des visages, Perception visuelle, Bulles, Prosopagnosie, Prosopagnosie développementale, Super-recognizers, Stratégies visuelles

Abstract

Abilities for face recognition largely vary among neurotypical individuals. The source of these variations remains largely unknown. Because use of visual information affects performance for a task, the main objective of the project was to better understand the way in which visual information is used affects abilities for face recognition. To this end, we have used the Bubbles method to evaluate use of information in neurotypical participants from the complete spectrum of abilities for face recognition, including extreme cases (developmental prosopagnosics and super-recognizers).

Therefore, face recognition abilities were measured in 107 participants prior to evaluating the visual information they use. In 1000 trials where participants were asked to identify a celebrity's face, visual information was spatially randomly sampled using the Bubbles method. A regression was then applied between the location of the sampled information and accuracy on each trial, determining which information was systematically sampled when participants correctly identified faces. A second-order regression was then used, which determined the utilization of which regions of the face predicts ability scores, measured in four different tests. Results show that 59% of variations in abilities can be explained by the use of visual information for face recognition. Specifically, the more systematically participants use the region of the left eye, the more accurate they tend to be.

Keywords : Individual differences, Face recognition, Face perception, Bubbles, Prosopagnosia, Developmental prosopagnosia, Super-recognizers, Visual strategies

Table des matières

Résumé.....	i
Abstract.....	ii
Table des matières.....	iii
Liste des tableaux.....	v
Liste des figures	i
Liste des sigles et des abréviations	vii
Remerciements	viii
Introduction.....	1
Prosopagnosie développementale	2
Super-reconnaissance	5
Spectre d’habiletés pour la reconnaissance des visages.....	7
Présent projet.....	12
Contributions des auteurs.....	15
Article	16
Introduction	17
Methods.....	23
Results.....	28
Discussion	37
References.....	44

Discussion	54
Nature des liens entre les régions du visage utilisées et les habiletés	54
Spectre continu d'habiletés en reconnaissance des visages	56
Conclusion	59
Références	61

Liste des tableaux

Table 1	Correlations between each ability score.....	30
----------------	--	----

Liste des figures

Figure 1	Step-by-step method for the creation of <i>bubblized</i> stimuli on each trial	28
Figure 2	Average classification images, compared to past results	31
Figure 3	Examples of individual classification images	33
Figure 4	Grouped one-dimensional classification images, ranked according to general ability index.....	34
Figure 5	Grouped one-dimensional classification images, ranked according to the four other ability indices	35
Figure 6	Results of second order regression: links between use of visual information and abilities	37

Liste des sigles et abréviations

CI	Classification Image
CFMT	Cambridge Face Memory Test
CFPT	Cambridge Face Perception Test
cpd	cycles par degré / cycles per degree
cpi	cycles par image / cycles per image
ERP	Event-Related Potential
FFA	Fusiform Face Area
IC	Image de Classification
SF	Spatial frequency
SR	Super-Recognizer

Remerciements

Je remercie premièrement mon directeur de recherche, Frédéric Gosselin, de m'avoir fait confiance en m'accueillant dans son laboratoire et de m'avoir fait découvrir l'étendue infinie du domaine de recherche dans lequel je me suis lancée. Ces deux dernières années ont été abondantes en apprentissages, et j'ai hâte de poursuivre cette lancée au cours des prochaines années. Évidemment, ce projet n'aurait jamais eu lieu sans toi.

Je souhaite aussi remercier mon labo pour leur passion contagieuse. Merci Simon d'avoir écouté mes niaiseries et d'avoir partagé avec moi ma lecture de *Dune*, Laurent pour tes conseils souvent très utiles, et tes théories sur *Game of Thrones*, et Nicolas pour ton aide toujours généreuse, tes histoires éclatées, et l'odeur de tes diners dans le micro-ondes. Bref, merci à vous trois de m'avoir fait rire pendant les deux dernières années. Merci aussi à Talia, merveilleuse amie de longue date sans qui je serais certainement devenue folle et à Xavier pour son aide répétitive, absolument nécessaire, et toujours plus rapide que mes attentes, au cours du présent projet.

Je remercie également Caroline Blais et Daniel Fiset, ainsi que tout le monde à leur laboratoire à l'UQO. Merci de m'avoir introduit aux sciences cognitives et visuelles, et d'avoir cru en moi. Merci Caroline de m'avoir transmis ta passion, de m'avoir fait plus confiance que nécessaire, et d'avoir été si patiente lors de mes apprentissages, et merci Daniel d'avoir rendu mes premières années dans un laboratoire tout sauf ennuyeuses. Je suis plus que reconnaissante de ce que vous avez apporté dans ma vie.

Merci à Martin, qui m'endure quotidiennement. Sans toi, je ne serais même pas proche de faire ce que je fais en ce moment. Merci, de plus, pour l'acquisition du lave-vaisselle, pièce vénérée de notre cuisine qui m'a permis de ne rien laver pendant la rédaction de ce projet.

Merci également à ma famille et mes amis, qui me supportent beaucoup plus qu'ils ne le savent.

Je remercie dernièrement le CERNEC, le CRSNG et le FRQNT, sans lesquels le projet n'aurait pas eu lieu.

Introduction

Le déchiffrement correct de l'information transmise par un visage peut avoir une grande importance. Par exemple, reconnaître le dégoût sur le visage d'une personne peut indiquer d'éviter un certain aliment. Similairement, lire la peur sur un visage nous indique la possibilité d'un danger dans notre environnement. Les visages permettent aussi de véhiculer de l'information sur l'identité d'une personne. Cette information est si unique à chaque individu qu'elle est utilisée pour la sécurité nationale: chaque passeport contient une photographie du visage de la personne à qui il appartient.

Or, ici, la sécurité repose sur la reconnaissance correcte de la photographie présentée sur le passeport. Dans une population d'individus normaux, il existe de grandes différences interindividuelles au niveau des habiletés pour l'identification des visages (e.g. Duchaine & Nakayama, 2006; Russell, Duchaine & Nakayama, 2009), et une étude récente a démontré que les agents responsables de l'émission des passeports ne sont pas parmi les meilleurs pour identifier les visages (White, Kemp, Jenkins, Matheson, & Burton, 2014). En fait, lorsqu'on demande à ces personnes de comparer une photo à la personne photographiée, elles acceptent dans 14% des cas de fausses photographies. La même chose a été observée auprès de policiers expérimentés en criminalistique (Burton, Wilson, Cowan, & Bruce, 1999), c'est-à-dire les techniques permettant d'identifier un suspect après un crime.

Ces résultats sont surprenants puisque, dans le contexte de ces deux professions, les officiers identifient des visages de manière quotidienne, et que leur précision peut avoir d'importantes répercussions. Non seulement ces résultats sont surprenants, mais ils sont aussi importants puisqu'ils soulignent le besoin de mieux comprendre les différences individuelles

en reconnaissance des visages, et ce qui explique ces différences. En effet, une meilleure compréhension formerait une base théorique pour pouvoir choisir des officiers plus performants, ou pour offrir un entraînement efficace aux officiers pour mieux reconnaître les visages.

Les personnes saines dont les habiletés pour reconnaître les visages sont grandement meilleures que la normale sont appelées *super-recognizers* (SR; Russell, Duchaine & Nakayama, 2009) et les personnes saines dont les habiletés sont, au contraire, nettement moins bonnes que la moyenne, souffrent de prosopagnosie développementale (Duchaine, Yovel, Butterworth, Nakayama, 2006; Susilo & Duchaine, 2013). Ces deux dispositions peuvent être perçues comme les extrêmes d'un continuum représentant les habiletés pour la reconnaissance des visages dans la population saine. Ainsi, les personnes ayant des habiletés situées plus hautes que deux écarts-types au-dessus de la moyenne à plus de deux tests mesurant les habiletés sont souvent catégorisées comme SR (Russell, Duchaine & Nakayama, 2009) et celles dont les habiletés sont plus basses que deux écarts-types au-dessous de la moyenne sont classifiées comme prosopagnosiques développementaux (Duchaine & Nakayama, 2006).

Prosopagnosie développementale

La prosopagnosie est un trouble qui peut être acquis ou développemental. Les individus souffrant de prosopagnosie acquise avaient des habiletés auparavant normales, mais ont plutôt acquis le trouble suite à une lésion cérébrale temporale ou occipitale, affectant typiquement le *Fusiform Face Area* (FFA; Sergent et al., 1992; Kanwisher et al, 1997; McCarthy et al., 1997), situé dans le gyrus fusiforme, généralement de l'hémisphère droit. Dans le cadre de ce

mémoire, nous nous intéressons plutôt aux différences individuelles en l'absence de lésions : nous nous attarderons à la prosopagnosie développementale. Celle-ci représente l'extrême normal des habiletés, elle est présente chez une personne saine, sans lésion cérébrale ni trouble cognitif (Duchaine, Yovel, Butterworth, Nakayama, 2006; McConachie, 1976; Susilo & Duchaine, 2013). Ces individus neuro-psychologiquement normaux sont incapables de reconnaître les visages, même ceux de leurs proches (Susilo & Duchaine, 2013).

Ce déficit est présent chez environ 2 personnes sur 100 (Kennerknecht et al., 2006; Kennerknecht, Ho & Wong, 2008) et il est relié à des problèmes au niveau psychosocial, occasionnés par l'anxiété de ne pas reconnaître le visage de personnes connues par la personne (Yardley, McDermott, Pisarski, Duchaine, & Nakayama, 2008). Les 25 prosopagnosiques développementaux testés par Yardley et al. (2008) ont tous rapporté des difficultés sociales récurrentes associées avec la reconnaissance des visages. Il était commun chez ces personnes d'avoir peur des situations sociales et d'éviter les rassemblements sociaux. La prosopagnosie développementale serait un facteur de risque important pour le développement d'un trouble d'anxiété sociale (Yardley et al., 2008).

Généralement, les prosopagnosiques développementaux répondent aléatoirement lorsqu'ils doivent identifier un visage. Premièrement, ils rapportent des difficultés dans la vie de tous les jours pour reconnaître les personnes de leur entourage (Susilo & Duchaine, 2013; Yardley et al., 2008). Deuxièmement, ils identifient correctement beaucoup moins de visages célèbres (e.g. moyenne de 39% chez 17 prosopagnosiques développementaux contre 87% chez 22 participants contrôle; Garrido et al., 2009). Troisièmement, dans un test standardisé utilisant des stimuli nouveaux, contrôlés et sans indices externes au visage (Cambridge Face Memory

Test; CFMT; Duchaine & Nayama, 2006), les prosopagnosiques développementaux ont beaucoup plus de difficultés que les participants du groupe contrôle pour reconnaître les visages nouvellement appris. Lors de ce test, les visages à apprendre sont présentés en séquence aux participants sous trois angles différents. Ensuite, les participants sont amenés à indiquer, parmi trois visages, celui qui a été appris précédemment. Le test devient progressivement plus difficile, au cours de 72 essais, avec l'ajout premièrement de nouvelles photographies des mêmes personnes, puis l'ajout de bruit visuel. Dans la version longue, permettant d'éviter les effets plafond chez les participants extrêmement habiles, des essais plus difficiles ont été ajoutés (Russell, Duchaine & Nayakama, 2009). Lors de ces essais se retrouvent l'ajout aux visages de bruit visuel, d'indices extérieurs non-appris (i.e. cheveux), d'expressions faciales, et la présentation de visages présentés de biais. Dans ce test, qui est largement utilisé pour mesurer les différences individuelles et qui sera utilisé dans le cadre du présent projet, les prosopagnosiques développementaux performant faiblement comparativement aux normaux (Behrmann, Avidan, Marotta & Kimchi, 2005; Russell, Duchaine & Nayakama, 2009) et leur performance est comparable à celle de la prosopagnosie acquise (Dalrymple et al., 2011; Susilo & Duchaine, 2013).

La prosopagnosie développementale représente un déficit hétérogène qui n'affecte pas les mêmes aspects du traitement des visages chez chaque personne. Certains auteurs soutiennent que, pour certains individus, la perception des visages est affectée et non seulement la capacité de les reconnaître. Par exemple, dans une tâche où les participants n'ont pas besoin de mémoriser les visages, mais simplement d'indiquer si deux visages apparaissant l'un à côté de l'autre représente la même personne ou non, certains prosopagnosiques ont des habiletés normales (McKone et al., 2011; White, Rivolta, Burton, Al-Janabi, & Palermo,

2016), alors que d'autres non (Duchaine, Yovel & Nakayama, 2007; McKone et al., 2011; White et al., 2016). De plus, des déficits ont été rapportés chez des individus prosopagnosiques pour ce qui est de tâches reliées aux visages sans comprendre d'identification, comme la catégorisation du genre des visages (Berhmann et al., 2005) et la reconnaissance de leurs expressions faciales (Garrido et al., 2009, Minnebusch, Suchan, Ramon, & Daum, 2007). Dans le même ordre d'idées, certains prosopagnosiques développementaux ont aussi des déficits pour ce qui est de l'identification d'objets hors de la catégorie des visages (Behrmann et al., 2005; Duchaine & Nakayama, 2005; Righart & De Gelder, 2007), alors que d'autres non (Duchaine & Nakayama, 2005; Nunn, Postma, & Pearson, 2001).

Super-reconnaissance

À l'extrême opposé du continuum d'habiletés pour la reconnaissance des visages se retrouvent les *super-recognizers* (SR, Russell, Duchaine & Nakayama, 2009). Si les prosopagnosiques sont situés à 2 écarts-types au-dessous de la moyenne pour la reconnaissance des visages, les SR se situent à 2 écarts-types au-dessus de la moyenne : ils sont extrêmement habiles (Russell, Duchaine & Nakayama, 2009). Ces personnes se rappellent des visages de personnes qu'ils ont rencontrés brièvement plusieurs années auparavant, même dans un contexte différent. Alors que les prosopagnosiques peuvent être anxieux par rapport aux relations sociales (Yardley et al., 2008), les SR tendent à modifier leurs comportements dans le but de ne pas troubler les gens qu'ils reconnaissent de façon extraordinaire (Russell, Duchaine & Nakayama, 2009). La super-reconnaissance apporte donc, elle aussi, son lot d'inconfort social.

Comme mentionné précédemment, les SR obtenaient un résultat plafond lors d'un test standard (CFMT) permettant d'évaluer les habiletés pour la reconnaissance de visages non-familiers (Russell, Duchaine & Nakayama, 2009). Trois SR testés sur les quatre lors de cette étude ont obtenu un score parfait au CFMT; le quatrième a fait une seule erreur. Ceci a mené à l'ajout d'essais plus difficiles au même test (CFMT+, ou CFMT long; Russell, Duchaine & Nakayama, 2009). Les SR sont aussi meilleurs que la moyenne lorsqu'ils identifient un visage à partir d'une vidéo (Bobak, Hancock & Bate, 2016).

Les SR tendent, de plus, à performer mieux que la moyenne lorsqu'ils doivent décider si deux visages présentés simultanément représentent la même personne (Bobak, Hancock & Bate, 2016), de la même façon que les prosopagnosiques développementaux performant quelquefois moins bien, même dans cette tâche qui ne requiert pas de mémoriser les visages. De plus, les SR font beaucoup moins d'erreurs en percevant les différences subtiles entre les visages (Russell, Duchaine & Nakayama, 2009). Dans une tâche développée par Russell, Germine et Nakayama (2007), une série de visages est présentée à chaque essai. Chaque visage de la série est constitué de deux identités, combinées ensemble à différents niveaux. Les visages d'une série (un essai) sont donc très ressemblants, puisqu'ils résultent tous des deux mêmes identités. Les participants doivent comparer chaque visage de la série à un visage cible, et classer les visages du plus ressemblant à ce visage cible au moins ressemblant. Dans cette tâche, le *Cambridge Face Perception Test* (CFPT), qui ne demande pas non plus de mémoriser de visages, les SR font peu d'erreurs, et réussissent très bien à classer dans le bon ordre les visages présentés (Russell, Duchaine & Nakayama, 2009). Le CFPT est aussi largement utilisé pour évaluer les différences individuelles dans les habiletés pour le traitement des visages, et sera utilisé dans le cadre de ce projet.

Spectre d'habiletés pour la reconnaissance des visages

De précédents résultats empiriques ont soutenu l'idée que la prosopagnosie développementale et la super-reconnaissance ne sont pas qualitativement différentes de la reconnaissance normale des visages, mais plutôt représentent les deux extrêmes opposés d'un spectre complet d'habiletés pour la reconnaissance des visages. En effet, les prosopagnosiques développementaux obtiennent un résultat au CFMT significativement moins bon que les sujets contrôles (Duchaine & Nakayama, 2006), et les SR obtiennent un résultat significativement meilleur que les contrôles (Russell, Duchaine & Nakayama, 2009), mais le reste des participants se retrouve quelque part entre les deux, suivant une courbe normale entre la prosopagnosie développementale et la super-reconnaissance (Russell, Duchaine & Nakayama, 2009).

La même relation est vraie pour ce qui est d'autres phénomènes liés à la perception des visages. Par exemple, l'effet d'inversion est plus petit pour les participants prosopagnosiques par rapport aux contrôles (de Gelder & Rouw, 2000; Duchaine, Germine & Nakayama, 2006), et l'effet est plus grand chez les SR que chez les contrôles (Russell, Duchaine & Nakayama, 2009). En d'autres mots, il existe une grande différence en performance pour reconnaître les visages lorsqu'ils sont à l'endroit par opposition à inversés chez les SR, et une différence très petite ou inexistante chez les prosopagnosiques. Ces derniers obtiennent environ la même performance que les visages soient présentés à l'endroit ou inversés. Cependant, chez tous les autres participants, dont les habiletés tombent entre les deux extrêmes, il existe une corrélation entre les habiletés et la grandeur de l'effet d'inversion

(Russell, Duchaine & Nakayama, 2009). Ainsi, la relation entre la taille de l'effet d'inversion et les habiletés n'est pas expliquée par une différence qualitative entre les meilleurs et les pires, mais bien par une relation quantitative. Chez des individus neurotypiques, l'effet d'inversion augmente au fur et à mesure que les habiletés deviennent meilleures, et puisque la super-reconnaissance et la prosopagnosie développementale se retrouvent aux extrêmes de ce spectre, ceux-ci tendent à aussi se retrouver aux extrêmes pour ce qui est de l'effet d'inversion.

Ainsi, les habiletés fluctuent entre les prosopagnosiques et les super-recognizers. Ce qui explique ces différences individuelles n'est pas clair. Dans la population générale, les habiletés pour la reconnaissance des visages ont, au moins, une base génétique. En effet, les habiletés se ressemblent plus chez des jumeaux homozygotes que hétérozygotes (Wilmer et al., 2010). La prosopagnosie développementale semble également être fréquente dans les mêmes familles (Duchaine, Germine & Nakayama, 2007; Lee, Duchaine, Wilson, & Nakayama, 2010).

Plusieurs études se sont intéressées aux possibles composants cérébraux qui pourraient différer chez des individus prosopagnosiques développementaux, et expliquer ce type de prosopagnosie, mais n'ont pas toujours obtenu des résultats similaires. Alors que la prosopagnosie acquise est reliée à une lésion cérébrale, les patrons d'activations cérébrales observés chez des personnes ayant une prosopagnosie développementale lors de la présentation de visages ont longtemps semblé comparables à ceux des individus normaux (Avidan & Behrman, 2009; Avidan, Hasson, Malach, & Behrmann, 2005; Avidan, et al., 2014; Furl, Garrido, Dolan, Driver, & Duchaine, 2011; Hasson, Avidan, Deouell, Bentin, &

Malach, 2003). Bien que plusieurs chercheurs n'aient pas noté de différences chez les prosopagnosiques développementaux, Furl et ses collègues (2011) ont observé une spécificité aux visages de l'activation du FFA bilatéral chez ce groupe. Lors de cette étude, un plus grand nombre de participants prosopagnosiques a été recruté que dans les études précédentes. De plus, en incluant les participants normaux, ces chercheurs ont obtenu une corrélation entre les habiletés pour la reconnaissance des visages et la spécificité aux visages du FFA. Les prosopagnosiques développementaux semblent aussi avoir un gyrus fusiforme antérieur de plus petit volume, et ce volume est corrélé aux habiletés (Behrmann, Avidan, Gao & Black, 2007).

En outre, de récentes avancées en imagerie cérébrale ont démontré chez les prosopagnosiques développementaux une réduction de connectivité entre le système de base et le système étendu pour la perception des visages, spécifiquement le lobe temporal antérieur (Avidan et al., 2014; Thomas et al., 2009; voir par contre : Song et al., 2015). Les aires cérébrales activées pour le traitement des visages sont classifiées comme faisant partie de deux systèmes : le système de base consiste d'aires qui s'activent lors de la perception visuelle de visages, et le système étendu comprend des aires qui servent au traitement additionnel, par exemple retrouver l'identité du visage, ou traiter les expressions faciales (Haxby, Hoffman, & Gobbini, 2000). Le lobe temporal antérieur inférieur semble, de façon additionnelle, avoir un plus petit volume chez les prosopagnosiques développementaux (Garrido et al., 2009), parmi d'autres structures du lobe temporal. Finalement, la composante électroencéphalographique N170 ou magnétoencéphalographique M170, qui est plus ample lors de la présentation de visages que d'objets chez des participants normaux, est aussi présente chez les prosopagnosiques développementaux, quoique pas pour tous (Bentin & Deouell, 2000; Kress

& Daum 2003; Harris, Duchaine & Nakayama, 2005). Bref, il est possible que les déficits en reconnaissance des visages, sans lésion, soient sous-tendus par des différences corticales ou dans le niveau d'activations cérébrales reliées aux visages.

L'une des caractéristiques du traitement des visages chez les SR et les prosopagnosiques développementaux est que leurs fixations visuelles ne tombent pas sur les traits du visage dans les mêmes proportions. Ainsi, il a été rapporté que les prosopagnosiques développementaux tendent à moins porter leurs fixations sur les yeux que la normale (Barton, Radcliffe, Cherkasova, & Edelman, 2007; Bobak, Parris, Gregory, Bennets, & Bate, 2016; Schmalzl Palermo, R., Green, M., Brunsdon, R., & Coltheart, 2008; Schwarzer et al., 2007). Les SR, quant à eux, ne fixent pas les yeux plus que la moyenne, mais ceux-ci semblent avoir tendance à fixer plus que la normale le centre du visage (Bobak et al., 2016). De façon intéressante, l'inhalation d'ocytocine semble modifier les fixations oculaires sur les visages, en rendant les fixations sur les yeux plus fréquentes (Andari, Duhamel, Herbrecht, Leboyer, & Sirigu, 2010; Guastella, Mitchell, & Dadds, 2008), et améliore aussi la performance (Bate et al., 2014; Rimmele, Hediger, Heinrichs, & Klaver, 2009; Savaskan, Ehrhardt, Schulz, Walter, & Schächinger, 2008).

Dans le même ordre d'idées, certains chercheurs ont tenté d'améliorer le traitement de l'identité chez des prosopagnosiques développementaux en les entraînant à modifier leurs fixations oculaires. Par exemple, un enfant prosopagnosique développemental âgé de quatre ans a été entraîné à fixer davantage les attributs internes du visage (Schmalzl et al., 2008). Après l'entraînement, et un mois après, l'enfant fixait plus les attributs internes du visage – particulièrement les yeux – et était capable de mieux reconnaître les visages sur lesquels il a été entraîné, ainsi qu'un ensemble de visages hors de l'ensemble d'entraînement.

En utilisant des méthodes différentes pour évaluer le traitement des visages, certains chercheurs ont découvert que les participants qui traitent les visages comme un tout (de façon «holistique») performant mieux que les autres. Le terme «holistique» est utilisé pour décrire une série de résultats qui supportent l'idée que les visages sont naturellement traités comme un tout, par opposition à un traitement par parties. En effet, les parties de visages sont plus facilement reconnaissables lorsqu'elles sont présentées à l'intérieur de leur visage d'origine (effet *part-whole*; Tanaka & Farah, 1993). D'autres résultats ayant été attribués au traitement holistique des visages incluent l'effet d'inversion (Yin, 1969) et l'effet composite (Young, Hellawell, & Hay, 1987). L'effet d'inversion signifie que les visages sont plus facilement identifiés lorsqu'ils sont présentés à l'endroit par rapport à inversés. Tel que discuté plus haut, l'effet d'inversion est plus fort selon les habiletés. Dans la tâche composite, des visages séparés en moitiés sont présentés soit en alignant les deux moitiés, ou en les désalignant. Lorsqu'une tâche doit être accomplie sur une seule moitié, il est difficile d'ignorer l'autre moitié, qui interfère avec la tâche. Ainsi, quand les participants doivent reconnaître la moitié supérieure d'un visage, les personnes dont les habiletés sont meilleures sont plus affectées par la moitié inférieure présentée sur elle est d'une différente identité (DeGutis, Wimer, Mercado, & Cohan, 2013; Richler, Cheung, & Gauthier, 2011; Wang, Fang, Tian, & Liu, 2012). De plus, elles tendent à reconnaître les parties d'un visage mieux lorsqu'elles sont accompagnées par le visage au complet par opposition à lorsqu'elles sont présentées séparément (DeGutis et al., 2013; Wang et al., 2012).

Présent projet

Pour résumer, les habiletés pour la reconnaissance des visages sont reliées à la génétique familiale, certaines variables neurophysiologiques, mais aussi à la position de fixations oculaires sur les visages et au niveau auquel les participants traitent les visages comme un tout. Par contre, la relation entre le traitement holistique et les habiletés est faible : les R^2 rapportés par Richler, Cheung et Gauthier (2011) varient entre 0.001 et 0.232, et une absence de relation a aussi été rapportée (Konar, Bennett, & Sekuler, 2010). De plus, il n'est pas clair quelle information les sujets utilisent lorsqu'ils complètent une tâche typique mesurant l'effet holistique, et il n'est pas non plus clair comment les fixations oculaires sont reliées, ou si elles sont reliées, à l'information visuelle qui est utilisée par les participants. Il est clair, cependant, que l'information visuelle utilisée est liée à la performance des participants. En effet, il est théoriquement impossible de compléter une tâche de reconnaissance si l'information pour la tâche n'est pas accessible ou si elle n'est pas traitée, au moins en partie. De plus, l'efficacité à une tâche de reconnaissance peut être prédite à partir de l'information qui est utilisée pour cette tâche (Murray, Bennett, & Sekuler, 2005).

Pour illustrer ce principe, Caldara et al., (2005) ont démontré qu'une participante ayant une prosopagnosie *acquise* n'utilise pas la même information visuelle qui est normalement utilisée pour reconnaître les visages. En effet, elle fait une plus grande utilisation du bas du visage, alors que les résultats auprès de participants contrôles indiquent une utilisation générale de la région des yeux pour extraire l'identité d'un visage (Butler, et al., 2010; Caldara et al., 2005; Gosselin & Schyns, 2001; Schyns, Bonnar, & Gosselin, 2002; Ramon et al., in press). De plus, l'inversion du contraste dans la région des yeux diminue la performance de participants normaux, mais moins celle de participants prosopagnosiques.

développementaux (Fisher, Towler, & Eimer, 2016). Enfin, dans le contexte de la reconnaissance d'expressions faciales, une patiente incapable de reconnaître la peur dans un visage – découlant d'une lésion bilatérale des amygdales cérébrales – n'utilise pas les yeux pour le faire. De façon importante, si on demande à cette participante de regarder les yeux, lors d'une tâche de reconnaissance de la peur, elle les utilise (Gosselin, Spezio, & Adolphs, 2013), et son habileté devient alors comparable aux participants normaux (Adolphs et al., 2005).

Il est donc certain que l'utilisation d'information visuelle affecte la performance lors de la reconnaissance des visages. Par contre, nous ne connaissons pas la nature de ces liens. En effet, les stratégies visuelles pourraient affecter la performance de différentes manières. Par exemple, il est possible que les personnes habiles présentent des stratégies visuelles totalement différentes qualitativement des personnes qui le sont moins. Il est également possible que le même patron d'informations visuelles (e.g. les yeux et la bouche) soit utilisé à travers la population, mais que les habiletés soient reliées au degré ou à la systématisme à laquelle ces informations sont utilisées. La quantité d'information utilisée, sans tenir compte de sa localisation, pourrait également avoir un impact sur les habiletés.

Ainsi, le but du projet est d'étudier comment les stratégies visuelles interagissent avec les habiletés lors de l'identification des visages. La méthode des Bulles (Gosselin & Schyns, 2001) sera utilisée dans le but d'évaluer l'utilisation d'information visuelle. Cette méthode équivaut à échantillonner, aléatoirement à chaque essai, l'information visuelle de stimuli. Après un certain nombre d'essais, il est possible de vérifier quelles informations étaient systématiquement présentes lorsque le participant a obtenu une réponse exacte, relativement à

l'information qui était échantillonnée quand il n'a pas répondu correctement. De plus, des participants provenant des extrêmes du spectre d'habiletés pour la reconnaissance des visages (i.e. SR et prosopagnosiques développementaux) ont été recrutés dans le but d'inclure ces extrêmes qui n'auraient pas nécessairement été inclus par hasard dans l'échantillon testé. Une plateforme web a été créée dans le but de tester ces participants internationaux. Le présent projet représente donc pour une première fois les stratégies visuelles d'un large éventail d'individus sains dont les habiletés varient normalement.

Contribution des auteurs

Le manuscrit qui suit, s'intitulant *Use of face information varies lawfully from developmental prosopagnosics to super-recognizers*, est en cours de préparation pour une soumission au journal Psychological Science. L'idée originale du projet provient de Frédéric Gosselin et Brad Duchaine, et le protocole expérimental a été élaboré par Frédéric Gosselin, Xavier Morin-Duchesne et Brad Duchaine, avec l'aide de Solène Fourdain. La tâche principale utilisant la méthode des Bulles a été codée par Xavier Morin-Duchesne, qui a créé la plateforme web permettant de tester les sujets à distance. Les participants prosopagnosiques et *super-recognizers* ont été recrutés par Brad Duchaine, et le reste des participants par Jessica Tardif. L'expérimentation a été supervisée et menée par Jessica Tardif pour tous les participants. Ensuite, les données ont été analysées et interprétées par Jessica Tardif et Frédéric Gosselin. La recension des écrits et l'écriture du manuscrit ont été complétées par Jessica Tardif avec l'aide de Frédéric Gosselin.

Use of face information varies lawfully from developmental prosopagnosics to super-recognizers

Jessica Tardif¹, Xavier Morin Duchesne², & Frédéric Gosselin¹

¹ Département de psychologie, Université de Montréal

² Department of Psychological and Brain Sciences, Indiana University Bloomington

Abilities for face recognition vary greatly among neurologically normal people (e.g. Russell, Duchaine & Nakayama, 2009). One would expect that people employed in jobs where face recognition is important, for example for national security, might perform better than average. In truth, there is evidence that passport officers (White et al., 2014) and police officers experienced in forensics (Burton, Wilson, Cowan, & Bruce, 1999) are not more accurate than the average population. For passport officers, this is equivalent to accepting a false photograph in 14% of cases when matching a photograph with a real face (White et al., 2014). This is surprising because in the context of this type of employment, officers practice face identification daily. These results highlight the need to better understand individual differences in face recognition ability and what underlies these differences. Indeed, a better understanding would be the basis for either choosing officers that perform well in face recognition or offering efficient face recognition training to officers.

Variations in face processing abilities fluctuate between two extremes (Duchaine & Nakayama, 2006): developmental prosopagnosia and super-recognizers. Developmental prosopagnosia is characterized by great difficulties to recognize faces since childhood (Susilo & Duchaine, 2013, for a review). It is a heterogeneous predicament: for example, some individuals have altered face processing including facial expression recognition, while others are only affected in identity processing (Susilo & Duchaine, 2013). It must be distinguished from acquired prosopagnosia, which occurs when a person is afflicted by a lesion in specific regions of the brain, most commonly the Fusiform Face Area (FFA; Sergent et al., 1992; Kanwisher et al., 1997; McCarthy et al., 1997). However, *developmental* prosopagnosia is present since childhood, without the presence of any cerebral lesion (McConachie, 1976). It is likely hereditary (Duchaine, Germine & Nakayama, 2007; Lee, Duchaine, Wilson, &

Nakayama, 2008) and affects about 2% of the general population (Kennerknecht et al., 2006; Kennerknecht, Ho & Wong, 2008). Because they are neurotypical individuals, we will be more interested in this type than acquired prosopagnosia for the context of this study. Developmental prosopagnosics have reported feelings of anxiety regarding social interactions (Yardley et al., 2008). Notably, all of the 25 subjects in Yardley et al.'s study could relate recurrent difficulties with social interactions associated with face recognition.

At the other end of the spectrum, super-recognizers can identify faces they have seen years ago, even when they have only briefly interacted, or when the person physically changes in a substantial manner (Russell, Duchaine, & Nakayama, 2009). While developmental prosopagnosics' poor abilities are linked with anxiety, super-recognizers tend to modify their behaviour by hiding their skills in order to avoid distressing others (Russell, Duchaine, & Nakayama, 2009). Specifically, some super-recognizers have reported that they stopped greeting people they shortly encountered years before, which led to uncomfortable situations.

These difficulties confronted by developmental prosopagnosics and super-recognizers reveal the importance face recognition can have for healthy social interactions and psychosocial functioning, and thereby the importance of understanding face processing ability individual differences. A last element illustrating interactions between psychosocial health and face processing abilities is that in some psychiatric disorders which are associated with social difficulties, disrupted face processing can also be observed. For example, there are face processing deficits in autistic spectrum disorders (Adolphs, Sears, & Piven, 2001; Dalton et al., 2005), and schizophrenia (Addington & Addington, 1998; Lee et al. 2011; Clark, Gosselin & Goghari, 2013).

It is clear that abilities for face processing vary greatly among neurotypical individuals, yet these individual differences are not fully understood. A few paths exist for explaining them. First, it has been shown that they are largely hereditary. This is supported by observations that developmental prosopagnosia runs in families (Duchaine, Germine, & Nakayama, 2007; Schmalzl, Palermo, & Coltheart, 2008; Lee, Duchaine, Wilson, & Nakayama, 2009). Furthermore, twin studies show that face processing abilities are more similar for monozygotic than for dizygotic twins (Wilmer et al., 2010; Zhu et al., 2010). Additionally, monozygotic twins' neural response patterns are also more similar when viewing faces (Polk, Park, Smith, & Park, 2007).

Second, and related to this last result, neurophysiological variables have also been linked to abilities for face processing. Furl and colleagues (2011) found a link between face recognition abilities and the selectivity of the Fusiform Face Area's (FFA) activation response to faces compared to its response to other objects, and Turano, Marzi and Viggiano (2016) reported links with ERPs. Because specific lesions cause acquired prosopagnosia (Damasio, Damasio, & Van Hoesen, 1982), it would be expected that cerebral differences in these regions would be linked to abilities for face recognition. Early papers reporting fMRI results found that developmental prosopagnosics did not differ in the brain activation responses to faces (Avidan, Hasson, Malach, & Behrmann, 2005; Avidan & Behrman, 2009; Hasson, Avidan, Deouell, Bentin, & Malach, 2003). However, studies with a larger number of developmental prosopagnosia participants did find differences when compared to control subjects. Structurally, developmental prosopagnosics had reduced gray matter in brain areas important for face recognition (Garrido et al., 2009) and the same participants showed less activation of the FFA in response to faces (Furl, Garrido, Dolan, Driver, & Duchaine, 2011).

Additionally, and even with smaller samples, there is evidence that connectivity between the core and extended regions is disrupted in developmental prosopagnosia (Avidan et al., 2013; Thomas et al., 2009; see however Song et al., 2015). Brain areas activated in face processing are understood to be classified into two systems: the *core* system consists of areas which activate for the visual perception of faces, while the *extended* system comprises areas that are needed for further processing of faces, for example retrieving their identity or their facial expression (Haxby, Hoffman, & Gobbini, 2000).

Third, visual fixation patterns have been linked with abilities for face recognition in a number of studies. There is evidence that developmental prosopagnosics tend to make less fixations on the eyes (Barton, Radcliffe, Cherkasova, & Edelman, 2007; Bobak, Parris, Bennetts & Bate, 2016; Schmalzl et al., 2008; Schwarzer et al., 2007) and that super-recognizers spend more time than controls foveating the center of the face (Bobak et al., 2016). According to the authors, fixating the center lets participants process face features in periphery. Interestingly, there is also evidence that oxytocin inhalation modifies fixation patterns when viewing faces, with subjects making more visual fixations on the eyes (Andari, Duhamel, Herbrecht, Leboyer, & Sirigu, 2010; Guastella, Mitchell, & Dadds, 2008), and also increases performance (Bate et al., 2014; Rimmele, Hediger, Heinrichs, & Klaver, 2009; Savaskan, Ehrhardt, Schulz, Walter, & Schächinger, 2008).

Using different methods evaluating face processing, some researchers reported that participants who processed the face as a whole (“holistically”) performed better than others. The term “holistic” is used to describe a series of results which support the idea that faces are usually processed as wholes rather than parts. Part of a face is, indeed, more easily recognized if that specific part is presented inside its original face (Part-Whole effect; Tanaka & Farah,

1993). Other results which have been attributed to the holistic processing of faces include the inversion effect (Yin, 1969) and the composite effect (Young, Hellawell, & Hay, 1987). The inversion effect means that faces are more easily recognized when they are presented upright than inverted. In the composite task, face halves are presented aligned or unaligned, and when doing a task on only one half of the face, the other half is difficult to ignore and interferes with the task. Namely, when participants are asked to recognize the upper half of a face, participants who have better face recognition abilities are more affected by a lower half of the face of different identity (DeGutis, Wimer, Mercado, & Cohan, 2013; Richler, Cheung, & Gauthier, 2011; Wang, Li, Fang, Tian, & Liu, 2012). They also tend to recognize parts of faces more accurately when it is accompanied by a whole face than when the face parts are presented separately (DeGutis et al., 2013; Wang et al., 2012). However, the relationship between the composite effect and face recognition ability is weak: correlations' effect sizes (R^2) reported by Richler, Cheung and Gauthier (2011), for example, are in the range of 0.001 to 0.232, and an absence of relationship was also reported (Konar, Bennett, & Sekuler, 2010). Also, it is not clear what information subjects use when completing the typical tasks measuring the holistic effect (i.e. composite task, part-whole task) and it is also unclear what visual information is used from eye fixations.

It is clear, however, that visual information use is linked to abilities. In fact, performing a recognition task is theoretically impossible if the right information for this task is not available, or not processed, and performance at a task can be predicted from the information that is used for that task (Murray, Bennett, & Sekuler, 2005). Illustrating this principle, Caldara et al. (2005) have shown that an *acquired* prosopagnosia patient uses abnormal visual information to identify faces. In fact, they make a larger use of the information from the

bottom of the face, while results from normal participants indicate a general use of the region of the eyes to recognize the identity of a face (Butler, et al., 2010; Caldara et al., 2005; Gosselin & Schyns, 2001; Schyns, Bonnar, & Gosselin, 2002; Ramon et al., in press). Furthermore, developmental prosopagnosics are not as sensitive to changes in contrast in the region of the eyes (Fisher, Towler & Eimer, 2016). Finally, in the context of facial expressions, a patient unable to identify fear – stemming from damaged bilateral amygdalas – does not use the eyes to do the task. Even more importantly, when she is instructed to look at the eyes for the task, the patient's ability to recognize fear is as good as normal participants (Adolphs et al., 2005) and she actually is able use the eyes (Gosselin, Spezio, & Adolphs, 2013).

While it is clear that use of information is linked with performance, it is not clear *how* they are linked. There are several possibilities for the ways in which visual information utilization might affect abilities. For example, abilities might (1) be linked to the use of qualitatively different visual information (i.e. different face regions) or could (2) correlate with the amount of visual information that is used, the specific information not varying systematically with ability. (3) All participants could, in general, use the same pattern of visual information, but abilities could correlate with how systematically or efficiently they use that same information. The goal of the present study is to verify the nature of the links between abilities and the information that is used for face identification. These links will be investigated by measuring use of visual information in the whole spectrum of neurotypical face recognition abilities: from developmental prosopagnosics to super-recognizers.

Method

Participants

One hundred and seven participants completed the study (52 men, 55 women; average age of 26.6, $sd=8.1$). Among those participants, we included a few from the extremes of the ability spectrum: 6 super-recognizers (two men) and 2 developmental prosopagnosics (one man), in order to represent the whole spectrum of face recognition abilities, which might not have been represented in randomly recruited participants. These extreme participants were recruited by Brad Duchaine using a website and were identified as such prior to recruitment by completing a set of tasks intended to measure their abilities for face recognition.

As a result of technical problems, some ability data were missing. Specifically, three participants had missing CFMT and six had missing CFPT results, and one participant missed both CFMT and CFPT results. Complete data was available for the remaining 97 participants. The maximal number of participants available was included for each analysis, and this number will be specified for each analysis in the Results section. Note that all developmental prosopagnosia and super-recognition participants had complete data, and they were therefore included in all analyses.

Measures of face processing abilities

Each participant, prior to evaluation of visual strategies using the Bubbles method, completed the following tasks intended to measure abilities in face identity processing. These two tasks were completed by super-recognizers and prosopagnosics prior to recruitment. The number of celebrities recognized was used as a third measure, and the number of bubbles as a

fourth measure of face recognition ability. The reasons why the number of bubbles can be used as an index of abilities will be clarified later.

Cambridge Face Memory Test. The Cambridge Face Memory Test (CFMT; Duchaine & Nakayama, 2007) is widely used in the study of individual differences in face recognition (e.g. Russell, Duchaine, & Nakayama, 2009; Turano, Marzi, & Viggiano, 2016; Wilmer et al., 2010). Participants memorized a series of 6 different male faces and subsequently identified the learned face among three faces on each trial (72). The test increased in difficulty across trials, with modification of vision angle and addition of noise.

Cambridge Face Perception Test. The Cambridge Face Perception Test (CFPT; Duchaine, Germine, & Nakayama, 2007) measures the ability to distinguish small differences between faces. It is correlated with measures of face recognition abilities (Russell, Duchaine, & Nakayama, 2009). Participants were asked to sort series of 6 faces according to resemblance to a target face. Stimuli are morphed versions, at 6 different levels (from 28 to 88%), of the target face with another. The test is scored by calculating the distance between the right position for each face and the positions chosen by participants. A larger score indicates poorer abilities.

Evaluation of information utilization

Software. Tasks included to measure use of information were completed on a web platform created specifically for this purpose using PHP, HTML, and Javascript. Secure data

management is carried out using MySQL databases. The stimuli were generated on a trial-by-trial basis using Matlab.

Stimuli. Images of celebrity faces were used in this experiment because they mimic the recognition of a face from participants' social environment. Famous faces, comparably to the faces of friends, are learned through many exposures during participants' lifetime, from different visual angles, with different facial expressions, dynamically or not, etc. Therefore, unlike the recognition of a face newly learned in the context of the study, the recognition of a famous face is likely to tap into the same mechanisms as recognizing an old friend while walking outside, for example.

One hundred celebrity faces were selected from the 250 celebrity database constructed by Butler et al. (2010). These included the 50 most recognized female and 50 most recognized male celebrity faces in the Butler et al. database in a pilot study conducted on American and Canadian students. All faces displayed either a happy or neutral expression and are viewed from a frontal perspective. They were aligned on the eyes, mouth, nose and eyebrows using translations, rotations and modification of size. An elliptical mask was applied to all faces to hide external features of the face, such as hair or ears. The spatial frequency content of the grayscale images was equalized using SHINE (Willenbockel et al., 2010).

In their paper, Butler et al. (2010) tested 40 subjects and examined the average use of visual information for face identity processing. Here, we link the use of visual information in individual subjects to the ability to process faces' identity.

Identification of individually known celebrities. One drawback of using famous faces as stimuli is that all celebrities are not known by all participants. Therefore, it is preferable to determine, prior to beginning the Bubbles recognition task, which celebrities are known by each participant. To this end, all face images were presented sequentially, in random order, on the computer screen for one second. Subsequently, five response choices appeared, featuring five randomly selected names of celebrities of the same gender, drawn from the 100 celebrities used in the experiment. The participant's task was to select the name of the celebrity presented. Participants pressed a button before beginning each trial, indicating that they were ready to start.

Letting participants choose from 5 different names means that a correct response will be selected by chance on approximately 20% of trials. Therefore, a second identification task was completed by every participant in order to verify their capacity to recognize the faces previously recognized twice more. The task was the same as the previous, but only the faces which led to a correct answer were shown, twice, in random order. In sum, the faces used in the following task were recognized three times by the participant. The probability to choose the right name by chance three times in a row is of 0.008.

Bubbles. The Bubbles method (Gosselin & Schyns, 2001) was used to evaluate visual information used by each participant to recognize celebrities. The same stimuli described previously were used in this task, the stimuli were presented for one second and participants answered subsequently to each presentation by choosing the name of the presented face out of a choice of 5 names of celebrities of the same gender. However, on each trial (total of 1000),

visual information was randomly sampled using the following procedure, illustrated in Figure 1.

First, the image was filtered, using a Laplacian Pyramid decomposition (Burt, & Adelson, 1983), into six non-overlapping spatial frequency (SF) bands (128-64; 64-32; 32-16; 16-8; 8-4; 4-2 cycles per image [cpi], or 85-43; 43-21; 21-11; 11-5; 5-3; 3-1 cycles per face [cpf]). The sixth and most coarse SF band was used as a background. To the remaining five SF bands, a mask was applied using pointwise multiplication. This mask contained Gaussian apertures (bubbles) at random locations, which partially revealed visual information. The size of the Gaussian windows varied according to the SF band so that the same number of cycles was always revealed in one bubble, regardless of SF band. Therefore, higher SF bands contained smaller bubbles while lower SF bands contained larger bubbles. To equalize the total surface of information revealed, a larger number of bubbles were applied to the high SF bands than to the low SF bands. Ultimately, the five filtered images were combined, along with the 4-2 cpi band, using a pointwise addition. The sum constituted the final stimulus. The same procedure was applied on each trial to create a randomly sampled stimulus.

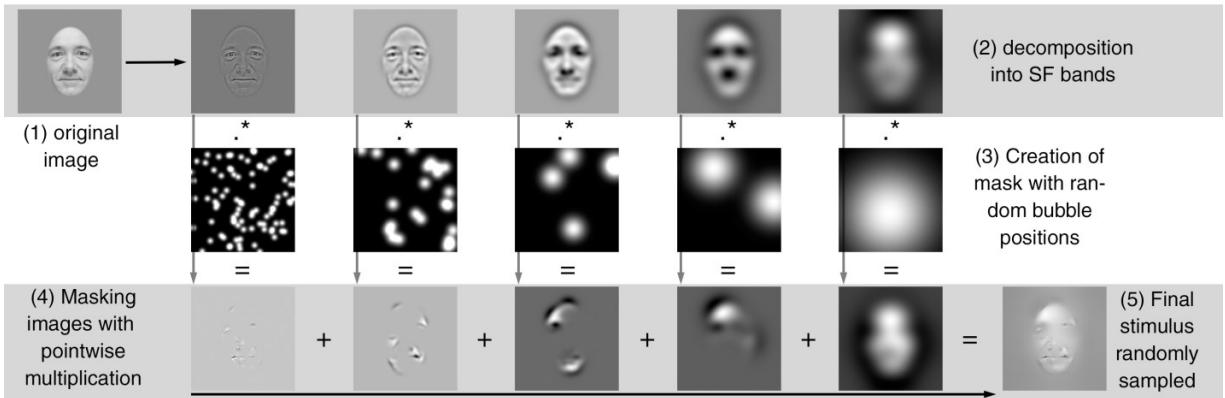


Figure 1 – Step-by-step method for the creation of spatially randomly sampled stimuli on each trial. (1) In the original image, spatial frequency content is equalized with all other images, external features are masked using a single ellipse, and images are aligned with each other on the main features of the face. (2) The image is decomposed into six spatial frequency bands. For clarity the sixth band is not depicted here. It is used as a background for all stimuli. (3) The spatial location of the Gaussian windows (bubbles) is randomly selected. A Gaussian window of different size is applied to each spatial frequency band so that the same number of cycles is revealed by one bubble. (4) Separately for each spatial frequency band, the random mask is applied to the filtered image pointwise multiplying the filtered image with its respective mask. (5) The final stimulus is created by adding together all 5 randomly sampled filtered images (along with the 6th, lowest spatial frequency filtered image). The final stimulus therefore consists of visual information randomly sampled through space and spatial frequency.

Results

Ability measures

As mentioned earlier, each participant completed two tasks in addition to the celebrity recognition tasks, which were intended to measure their face recognition ability. The Cambridge Face Memory Test (CFMT; Duchaine & Nakayama, 2006) measures participants' accuracy when memorizing and recognizing new faces, while the Cambridge Face Perception Test (CFPT; Russell, Germine & Nakayama, 2007) measures how well a person can perceive small visual differences in faces. Average CFMT score was of 80.62% (SD=10.19%; N=104) and CFPT score of 33.04 (SD=11.88; N=100). The CFPT score is calculated as the sum, for each face, of the deviation from its proper order: a perfect score is of 0 and chance is of 93.3

(Bowles et al., 2009). CFMT and CFPT scores obtained here compare very well to those obtained in the two tests' respective development papers: an average of 80.4% (SD=11.0%) on the CFMT (Duchaine & Nakayama, 2006) and an average of 36.7 errors (SD=12.2) on the CFPT (Duchaine, Germine & Nakayama, 2007).

As a third measure of face recognition performance, we also used the number of celebrity faces that each participant correctly recognized ($M=54.95$; $SD=25.46$). Similar measures have previously been shown to be correlated with abilities (Garrido et al., 2009; Russell, Duchaine & Nakayama, 2009). Finally, the number of bubbles necessary to maintain accuracy at 75% during the Bubbles task was used as a fourth measure of ability ($M=130.63$; $SD=44.02$). Like explained above, the number of Bubbles is adjusted after each trial to reveal more or less information depending on participants' accuracy. Some participants need more visual information to reach the same accuracy level than others. The number of bubbles used for face identification in an acquired prosopagnosia participant is about 400% more than that in neurotypicals (Caldara et al. 2005). Furthermore, this index has been shown to correlate with abilities in normal participants, using Bubbles in a different face identification task than the one used here: the faces were memorized during 500 ms and subjects were asked to identify the face from 2 bubbled choices only 100 ms later (Royer et al., 2015).

We averaged the z score of each for the 4 sub-indices, resulting in a general ability index for each subject. This index probably encompasses different components of face identification abilities and thus provides a better overview of face identification abilities than any single index. Furthermore, this global ability index should have a better signal-to-noise ratio than the results of only one test. Table 1 presents correlation coefficients between each of the ability measures used in the context of this paper.

	Global ability index	CFMT	CFPT	Nb bubbles
CFMT	.827** (N=97)			
CFPT	.803** (N=97)	.564** (N=97)		
Nb bubbles	.537** (N=97)	.164 (N=104)	.356** (N=100)	
Nb faces identified	.689** (N=97)	.601** (N=104)	.365** (N=100)	-.062 (N=107)

Table 1 – Pearson’s correlation coefficients between each of the ability scores tested. (** $p < .01$ Bonferroni-corrected for 10 tests). Numbers of observations differ because of missing CFMT and CFPT data.

Visual information utilization (Bubbles results)

Classification Images (CIs) were constructed for each participant, indicating the visual information they used. To this end, for each SF band separately, a multiple linear regression was performed on the localization of the bubbles and accuracy on each trial. Specifically, for each trial, the Bubbles mask, containing the location of the center of the bubbles, was multiplied by the z score of the accuracy: a positive weight when the response was correct and a negative weight when the response was false. The result is, for each participant, five images (one for each spatial frequency band) indicating the localization of the bubbles that led to correct responses individually for each subject. Figure 2D shows the average of CIs from all 107 participants, which are comparable to past face identification CIs (A-C). Regions shown in colour in figure 2D are significantly used ($p < .05$), and were determined using a pixel test (Chauvin et al., 2005; $p < .05$ – Bonferroni-corrected for 5 tests, $S_r = 256 \times 256$ px, $\sigma = 8; 16; 24; 32; 40$, $Z_{crit} = 4.38; 4.05; 3.84; 3.69; 3.58$ respectively for each spatial frequency band).

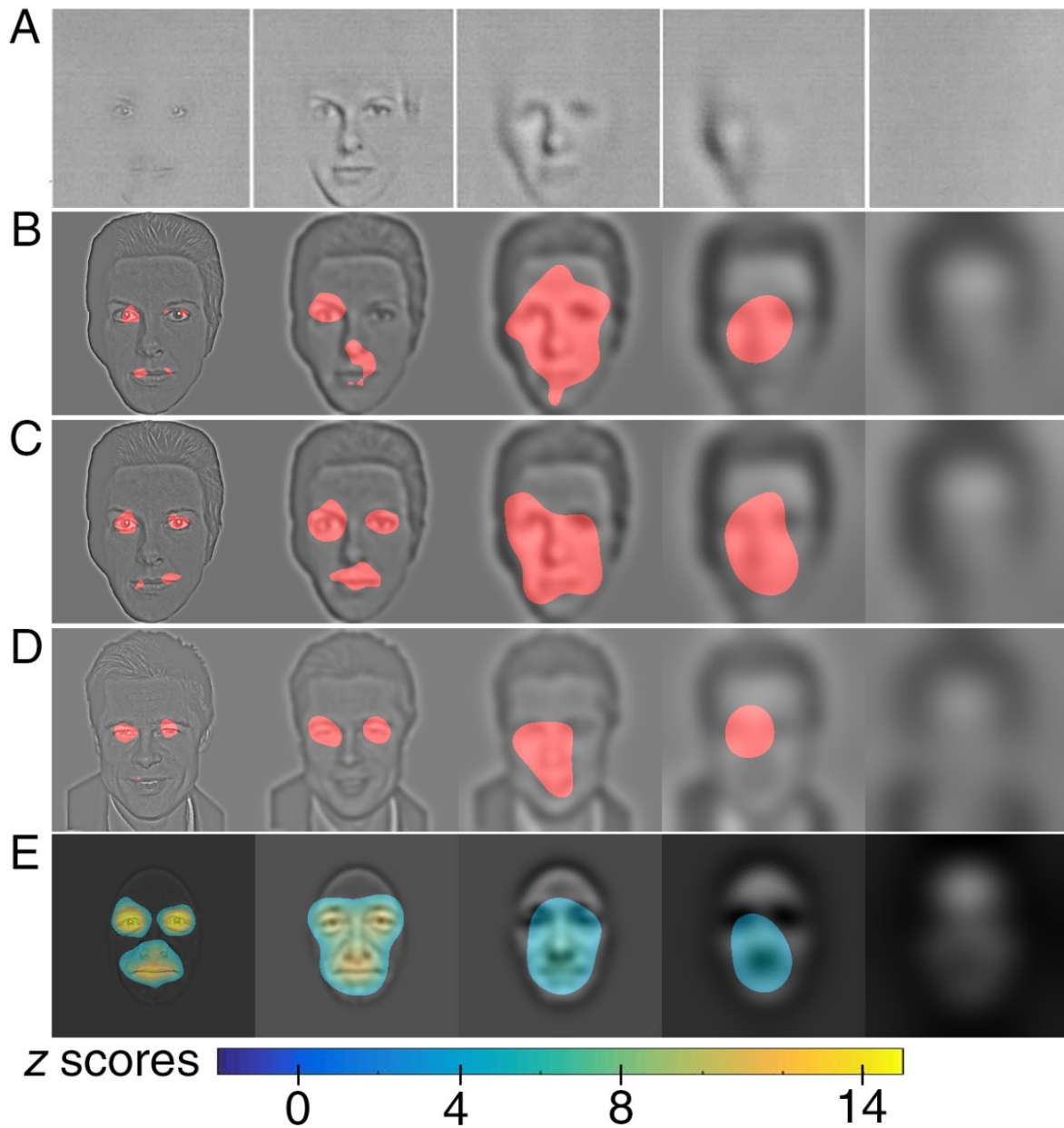


Figure 2 – Classification images showing use of information for face identification in (A) Gosselin & Schyns (2001), (B) Schyns, Bonnar & Gosselin (2002), (C) Caldara et al. (2005), (D) Butler et al. (2010), and (E) in the present study. Significant areas ($p < .05$) are shown in colour. Note that in our study, there is a larger signal-to-noise ratio which stems from a much larger number of trials used to create the CIs. In (A), 500 trials completed by 20 participants were included; in (B), 500 trials were analyzed from 15 participants, a total of 7,500 trials; in (C), 7 participants completed 4,200 trials, resulting in 29,400 trials; (D), 40 participants completed an average of 180 trials, totalizing 7,212 trials; in . Here (E), a total of 107,000 trials were included. This is why larger areas of the face are significant. Colour scales showing z scores in E (higher z scores are more yellow), however, show that the same face areas were more importantly used here as the ones in the previous studies.

For the purposes of this paper, spatial frequency bands in which bubbles were located will be ignored in further analyses: we will only analyze the spatial position of sampled information without regards to its spatial frequency content. All five spatial frequency band CIs were collapsed into one by using the position of all bubbles on each trial regardless of spatial frequency band, then proceeding in the same way to create CIs: we summed the centers of the bubbles presented on each trial weighted by the subject's accuracy on this trial transformed into z scores. The image was then smoothed using a single Gaussian kernel of standard deviation equal to 10 pixels. The result is, for each participant, a Classification Image (CI) indicating the localization of the bubbles that led to correct responses individually for each subject. In other words, the CI reveals the visual information that the participant uses for the task. Three examples of individual CIs are shown in figure 3A.

With participants' ability data as well as their patterns of visual information utilization, our aim is to assess the nature of the links between the two. In order to visualize all participants' CIs at once, we transformed the two-dimensional CIs into one-dimensional vectors. Pixels from eight different regions of interest were grouped together and concatenated to form each participant's one-dimensional CI. When put together, the regions of interest cover the whole area of the face. Figure 3B shows examples for three of these individual CIs.

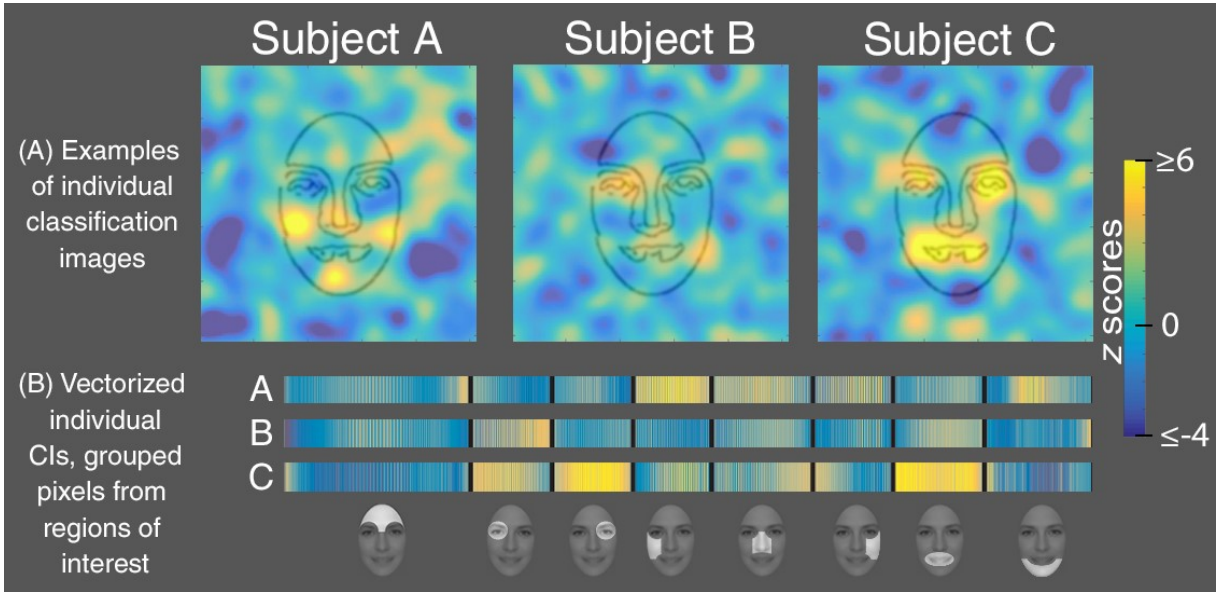


Figure 3 – (A) Examples of classification images (CIs) of three different subjects. Higher z scores are represented by yellow colours. Relatively to the rest of the face, subject A makes a use of the left cheek, subject B of the left eye and mouth/right jaw areas, and subject C of the right eye and the mouth. Subject A's abilities for face recognition are lower than average, subject B around average and subject C above average. (B) One-dimension CI examples for the three same subjects. The whole CI is first transformed into a vector, then pixels from the eight predefined regions of interest are grouped together. For the purposes of this figure, the vector was made larger in order to make the pixels clearly visible (each vertical line in one vector represents only one pixel from the 2D CI). It is possible to read the vector CI in the same way as the 2D images. For example, subject C's pixels from the regions of the right eye and the mouth are more yellow than pixels in other areas: he uses these areas more strongly.

Next, we arranged all participants' vector CIs into one large image by placing each CI from top to bottom in order of face recognition ability rank, from the worst ability (top) to the best ability (bottom). We used the general ability index here to evaluate ranks. After all 97 CIs were placed one after the other, each column was convolved with a Gaussian kernel of standard deviation equal to 8 participants. To avoid edge artefacts, we only present the 83 valid rows (i.e. number of subjects – size of the kernel + 1). Finally, all values were transformed into z scores using pixels located outside the face as the null hypothesis' values. The final image is shown in Figure 4. Areas separated by black vertical lines represent one

region of interest, and each individual column within the region of interest represents a single pixel located in that region. Each row represents one participant's CI. A systematic change of z scores from top of bottom means that the use of the particular region of interest differs from the worst to the best participants. The forehead, cheeks, nose and chin areas do not appear to change systematically with ability. However, the two eyes and the mouth seem to be used increasingly more by the best face recognizers. In Figure 5, the same analysis was done, but participants were sorted according to how well they performed on each measure of face processing ability. Similar patterns are observed.

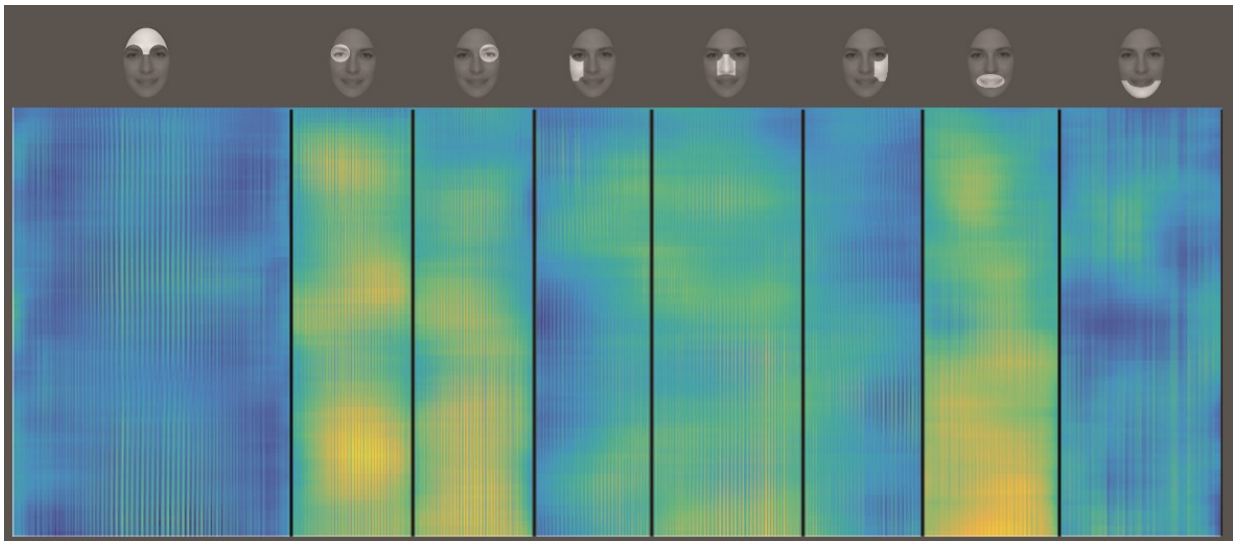


Figure 4 – Each column represents a pixel, and each row a participant's classification image (CI). CIs were vectorized, then pixels belonging to each region of interest were grouped together (see Figure 3). Participants were ranked from best (top row) to worst (bottom row) on the global index of face identification ability and each column was then smoothed independently across participants ($\sigma = 8$). For the two eyes and the mouth, a pattern emerges where these features are associated to abilities for face recognition – pixels become more yellow near the bottom of the image. Note that within a single region, pixels from left to right in the figure are scanned from top to bottom for each column of a region, from the leftmost column to the rightmost one. Therefore, the left side of a region of interest is located to the left of its row, and vice versa.

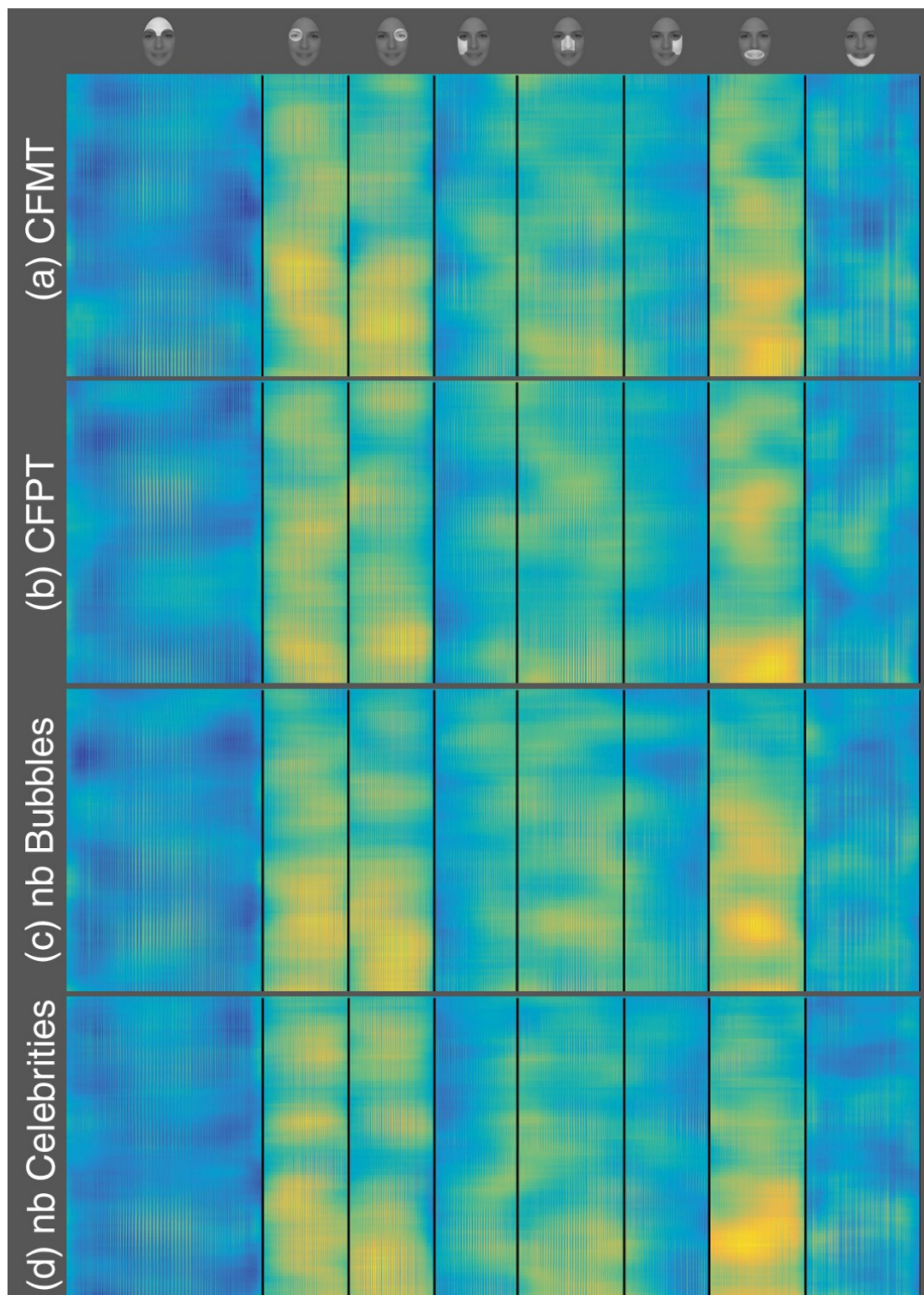
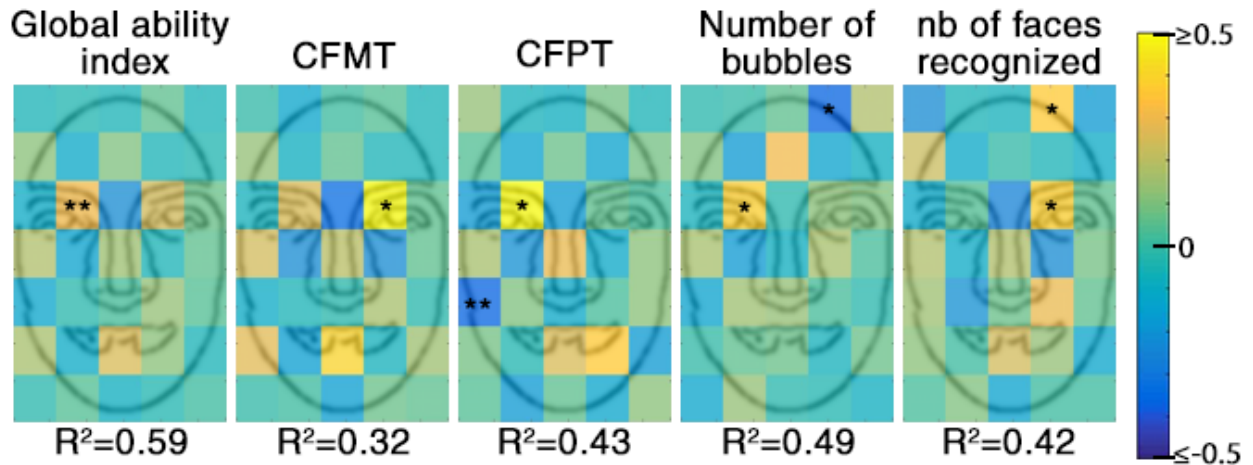


Figure 5 – Same analysis as in Figure 4, but participants were ranked according to (a) their CFMT score, (b) their CFPT score, (c) their average number of Bubbles and (d) the number of celebrities recognized.

To summarize this data, we ran a second order regression including the use of regions of the face as independent variables and abilities as the dependent variable. The first step of this analysis was to determine how to divide the face into regions. Here, we did not want to use the regions of interest, because (1) they were determined a priori in a subjective manner and (2) they are not the same size: average z scores could be lowered in larger regions if the whole region is not used. Also, we could not use the value in each of all pixels in the image as independent variables. Indeed, this would result in a very large number of independent variables as well as much collinearity between variables (the value of a pixel can usually be predicted from the value of neighbours). Note that this was not a problem when constructing individual classification images: bubbles, which were the independent variables, are randomly located on each trial and therefore uncorrelated.

For these reasons, we divided the face area in 35 equally sized small rectangle areas (i.e., 5 areas wide \times 7 areas high). Z scores of pixels from each area were averaged in the individual CIs. A multiple linear regression was run on all ability scores, finally, using the 35 regions' use as independent variables.

The model could aptly predict the global ability index ($F(35,61)=2.46$; $p=.001$; $R^2=.59$), with a region falling on the left eye of the face from the observer's perspective giving the most weight ($\beta=.30$; $p=.009$). Betas for each rectangle region are depicted in the first image of Figure 6. Multiple linear regressions were also run independently on the four subscales: the CFMT ($F(35,68)=0.929$; $p=.586$; $R^2=.32$), the CFPT ($F(35,64)=1.39$; $p=.127$; $R^2=.43$), the number of bubbles ($F(35,71)=1.97$; $p=.008$; $R^2=.49$) and the number of famous faces recognized ($F(35,71)=1.44$; $p=.099$; $R^2=.13$). Results for these regressions are also depicted in Figure 6.



Discussion

We have investigated for the first time the nature of the relationship between the use of visual information from faces and several indexes of face recognition performance. In past research, the use of information in individuals with cerebral lesions and face processing deficits had been examined (e.g. acquired prosopagnosia: Caldara et al., 2005; Ramon et al., in press; in amygdala patients: Adolphs et al., 2005; Gosselin et al., 2011). However, how the use of information affects face recognition abilities in neurotypical individuals had never been studied. Here, we found a clear and systematic link between the information that is used for face recognition and participants' abilities at recognizing faces, explaining 59% of the variance.

The eyes have often been identified as the most important regions to identify faces. Indeed, Fisher, Towler and Eimer (2016) found that developmental prosopagnosics were not as sensitive to contrast changes in the eyes region as are control participants. Relatedly, PS, an acquired prosopagnosic patient, was reported to make almost no use of the eyes (Caldara et al., 2005; Ramon et al., in press). These findings are somewhat anecdotal, and it is unclear whether they apply to neurotypical individuals. We do know that visual information from the eyes is, on average, the most used to recognize the identity of a face (Butler et al., 2010; Caldara et al., 2005; Gosselin & Schyns, 2001; Schyns, Bonnar, & Gosselin, 2002). We fully replicated this result in our overall classification image (Figure 2D). However, what is used to recognize faces on average across observers is not necessarily correlated with face recognition performance in these observers.

Our experimental design and our high number of participants allowed us to go further. For the first time, we conducted second-order multiple linear regressions between individual classification images and face recognition performance indices. Using this method, we found a clear and systematic link between utilization of the eye regions and face recognition performance. The relationship with abilities seems to be particularly strong for the left eye from the point of view of the observer: use of the left eye significantly predicts the general ability index ($p < .01$), while use of the right eye does not. Face processing is lateralized to the right brain hemisphere (Kanwisher, McDermott, & Chun, 1997; Puce et al., 1996; Sergent et al., 1992), and the left half of the face tends to hold more weight in judgements on faces (Burt & Perrett, 1997; David, 1993; Luh et al., 1991). Our results suggest that this lateralization might be more pronounced in subjects whose abilities for face recognition are better.

Nevertheless, when predicting sub-indices, the right eye can be more predictive than the left eye. But the signal-to-noise ratio being lower in these sub-indices than in the global index, the following observations must be interpreted carefully. When utilization of information values are used to predict indices more closely related to perception rather than memory (i.e. CFPT and the number of Bubbles), the relationship is stronger in the left eye than the right eye. It is possible that the lateralization of utilization of the eyes differs depending on the specific face abilities evaluated.

In addition to links with use of the eyes, we also find a correlation between use of the mouth and abilities. This is evident from the results of the second order multiple linear regressions presented in Figure 6. Although they are not significant, betas in the region of the mouth are relatively high when predicting all ability scores, consistently except when predicting the number of bubbles. Nevertheless, while at least one eye significantly predicts abilities for all five indices, use of the region of the mouth never reaches significance for predicting abilities.

Of note, also, is the presence of negative relationships between the use of some areas and abilities (see Figure 6). Indeed, the multiple linear regressions conducted in Figure 6 resulted in two areas negatively linked to abilities (blue): the left side of the face when predicting CFPT scores and the top right area of the face when predicting the number of Bubbles. In other words, an improvement in ability is related to less use of these two areas. These areas are definitely not part of the main face regions, and it is possible that participants with poor abilities make use of contour areas rather than main facial features. Our data suggests that participants who have less ease recognizing faces may be relying on contours, hair lines or cheek shapes. However, and interestingly, the same area that is negatively related

to abilities when predicting the number of bubbles is positive when predicting the number of celebrities recognized. It is possible that using contours or hair lines helped participants recognize celebrity faces.

Our results, therefore, show a linear relationship between efficient use of the eyes and mouth and abilities for face recognition, from the worst – developmental prosopagnosia – to the best – super-recognition. Past research has argued that developmental prosopagnosia and super-recognition are not qualitatively different from normal face recognition, but rather that they represent the two extreme ends of a full spectrum of face recognition abilities. Indeed, developmental prosopagnosics score two standard deviations lower than the mean of the population on the CFMT (Duchaine & Nakayama, 2006) and super-recognizers two standard deviation higher than the mean of the population (Russell, Duchaine & Nakayama, 2009), but the rest of all people falls somewhere in between, following a normal curve between prosopagnosia and super-recognition (Russell, Duchaine & Nakayama, 2009). The same relationship is true for the inversion effect, which is linked to abilities. In fact, the inversion effect is smaller in prosopagnosic participants than control subjects (de Gelder & Rouw, 2000; Duchaine, Germine & Nakayama, 2006) and it is larger in super-recognizers than in controls (Russell, Duchaine & Nakayama, 2009). In other words, there is a larger gap in accuracy between upright and inverted faces for super-recognizers, and a very small, or inexistent gap in accuracy for prosopagnosics. However, in all participants, whose abilities fall in between prosopagnosia and super-recognizers, there is a correlation between abilities and the inversion effect (Russell, Duchaine & Nakayama, 2009). Therefore, instead of a qualitative difference in the inversion effect, the relationship seems to be a quantitative one: in neurotypical individuals, the inversion effect is heightened when abilities get better, and since

developmental prosopagnosia and super-recognition are located at the extremes of face recognition abilities, they also tend to be located at extreme levels for the face inversion effect.

While there are many reasons to believe that developmental prosopagnosia and super-recognition are at the extremes of a face recognition ability continuum, few studies sought to investigate the continuum hypothesis by testing participants from the whole spectrum of abilities. This was done recently by Bobak et al. (2016). Their results led them to posit that super-recognition might be a positive extreme, since fixations on the nose were correlated to CFMT scores across normal participants and super-recognizers tended to fixate the nose. However, they did not find this relationship in developmental prosopagnosia: they also fixated the nose longer. Therefore, the authors posited that developmental prosopagnosia might represent a qualitatively different group (Bobak et al., 2016). However, visual fixation results in non-extreme samples of participants are inconsistent. Indeed, if Bobak et al. (2016) concluded that abilities were correlated to fixating the nose longer, and the mouth for a smaller amount of time (non-significant trend; $p=.05$), Sekiguchi (2011) found that the mouth was fixated *longer* by the best (non-extreme) subjects compared to the worst when recognizing a face, and the eyes also fixated longer by the best subjects, when learning the faces through videos.

These inconsistencies might be due to experimental differences. In one experiment, subjects were asked to view scenes containing humans (Bobak et al., 2016), while in the other, subjects were first asked to learn face identities through videos, then recognize the faces in pictures (Sekiguchi, 2011). However, in both experiments, fixations on faces were analyzed for the entire 5 seconds of presentation of faces (20 seconds for the learning phase in Sekiguchi, 2011). After the first 2 fixations on a face, enough visual information was extracted

for its identification (Hsiao & Cottrell, 2008); the following fixations probably have little functional significance. Therefore, like Bobak et al. (2016) posited, fixating the center of the face is possibly an ideal position for visually processing other face features, but, like explained above, fixations on the face were evaluated over a long period of time, making their functional interpretation complicated.

Here, we directly evaluated use of information in these participants. We therefore have insight about the way in which participants extract information from faces; the very information that underlies face processing. Our data supports the idea of a continuum between use of information by the worst and the best participants for face recognition: it is not that super-recognizers and developmental prosopagnosics use qualitatively different visual strategies, but rather that their strategies are very tuned (or vice versa in the case of developmental prosopagnosia) to those which are linked to better abilities in the general population. Specifically, the more participants use systematically the regions of the eyes and mouth, especially the left eye, the better their face recognition abilities tend to be.

In Figure 4, which illustrates utilization of information by all participants, it can be easily seen that the same pattern of information is, in general, used across participants. The predominant pattern is a use of both eyes and the mouth, like observed in past studies (Butler et al., 2010; Caldara et al., 2005; Schyns, Bonnar, & Gosselin, 2002). In less skilled participants (top figure 4) as much as all the other participants, this pattern is followed – the regions of the eyes and the mouth have higher z scores than other regions. However, the z scores are lower than more skilled participants (bottom of figure 4), and these variations in z scores in the same regions allow to predict abilities, as shown in figure 6. Higher z scores, in practice, mean that participants responded correctly more systematically when these areas of

the face were revealed through bubbles. Inefficiency, or unsystematic use of specific face information, could have two potential causes: either the mental face representations are of poor quality, leading to difficulty recognizing the information shown on each trial, or they are unstable, leading to needing different information on different trials for correct identification. Therefore, we conclude that the more efficiently – or systematically – a participant uses visual information from the eyes, especially the left eye, and mouth, the better this participant will be at recognizing faces.

We set to investigate the way in which visual information utilization affects abilities for face recognition. We knew that a link existed between the two variables, but we did not know the exact nature of this link, particularly in neurotypical subjects. We measured abilities for face recognition in a large sample of subjects and evaluated the visual information they use using the Bubbles method. Instead of varying qualitative information, we found a variation in the levels in which the same information is used, across the spectrum of face recognition abilities. Next, we will test if training subjects to make more efficient use of the eyes and mouth using a number of different techniques improves their face recognition skills. This would be particularly helpful for developmental prosopagnosics, who suffer from their deficit, and for people employed in security positions where face recognition is especially important.

References

- Addington, J., & Addington, D. (1998). Facial affect recognition and information processing in schizophrenia and bipolar disorder. *Schizophrenia research*, 32(3), 171-181. doi:10.1016/S0920-9964(98)00042-5
- Adolphs, R., Gosselin, F., Buchanan, T. W., Tranel, D., Schyns, P., & Damasio, A. R. (2005). A mechanism for impaired fear recognition after amygdala damage. *Nature*, 433(7021), 68-72. doi:10.1038/nature03086
- Adolphs, R., Sears, L., & Piven, J. (2001). Abnormal processing of social information from faces in autism. *Journal of cognitive neuroscience*, 13(2), 232-240. doi:10.1162/089892901564289
- Andari, E., Duhamel, J. R., Zalla, T., Herbrecht, E., Leboyer, M., & Sirigu, A. (2010). Promoting social behavior with oxytocin in high-functioning autism spectrum disorders. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(9), 4389-4394. doi:10.1073/pnas.0910249107
- Avidan, G., & Behrmann, M. (2009). Functional MRI reveals compromised neural integrity of the face processing network in congenital prosopagnosia. *Current biology*, 19(13), 1146-1150. doi:10.1016/j.cub.2009.04.060
- Avidan, G., Hasson, U., Malach, R., & Behrmann, M. (2005). Detailed exploration of face-related processing in congenital prosopagnosia: 2. Functional neuroimaging findings. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 17(7), 1150-1167. doi:10.1162/0898929054475145
- Avidan, G., Tanzer, M., Hadj-Bouziane, F., Liu, N., Ungerleider, L. G., & Behrmann, M. (2014). Selective dissociation between core and extended regions of the face

- processing network in congenital prosopagnosia. *Cerebral Cortex*, 24(6), 1565-1578.
doi:10.1093/cercor/bht007
- Barton, J. J., Radcliffe, N., Cherkasova, M. V., & Edelman, J. A. (2007). Scan patterns during the processing of facial identity in prosopagnosia. *Experimental brain research*, 181(2), 199-211. doi:10.1007/s00221-007-0923-2
- Bate, S., Cook, S. J., Duchaine, B., Tree, J. J., Burns, E. J., & Hodgson, T. L. (2014). Intranasal inhalation of oxytocin improves face processing in developmental prosopagnosia. *Cortex*, 50, 55-63. doi:10.1016/j.cortex.2013.08.006
- Bobak, A. K., Parris, B. A., Gregory, N. J., Bennetts, R. J., & Bate, S. (2016). Eye-movement strategies in developmental prosopagnosia and “super” face recognition. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 1-17.
doi:10.1080/17470218.2016.1161059
- Bowles, D. C., McKone, E., Dawel, A., Duchaine, B., Palermo, R., Schmalzl, L., ... & Yovel, G. (2009). Diagnosing prosopagnosia: Effects of ageing, sex, and participant–stimulus ethnic match on the Cambridge Face Memory Test and Cambridge Face Perception Test. *Cognitive Neuropsychology*, 26(5), 423-455. doi:10.1080/02643290903343149
- Burt, P., & Adelson, E. (1983). The Laplacian pyramid as a compact image code. *IEEE Transactions on Communications*, 31, 532–540.
- Burt, D. M., & Perrett, D. I. (1997). Perceptual asymmetries in judgements of facial attractiveness, age, gender, speech and expression. *Neuropsychologia*, 35, 685–693.
doi:10.1016/S0028-3932(96)00111-X

- Burton, A. M., Wilson, S., Cowan, M., & Bruce, V. (1999). Face recognition in poor-quality video: Evidence from security surveillance. *Psychological Science*, 10(3), 243-248. doi:10.1111/1467-9280.00144
- Butler, S., Blais, C., Gosselin, F., Bub, D., & Fiset, D. (2010). Recognizing famous people. *Attention, Perception, & Psychophysics*, 72(6), 1444-1449. doi:10.3758/APP.72.6.1444
- Caldara, R., Schyns, P., Mayer, E., Smith, M. L., Gosselin, F., & Rossion, B. (2005). Does prosopagnosia take the eyes out of face representations? Evidence for a defect in representing diagnostic facial information following brain damage. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 17(10), 1652-1666. doi:10.1162/089892905774597254
- Dalton, K. M., Nacewicz, B. M., Johnstone, T., Schaefer, H. S., Gernsbacher, M. A., Goldsmith, H. H., ... & Davidson, R. J. (2005). Gaze fixation and the neural circuitry of face processing in autism. *Nature neuroscience*, 8(4), 519-526. doi:10.1038/nn1421
- Damasio, A. R., Damasio, H., & Van Hoesen, G. W. (1982). Prosopagnosia Anatomic basis and behavioral mechanisms. *Neurology*, 32(4), 331-331.
- David, A. S. (1993). Spatial and selective attention in the cerebral hemispheres in depression, mania, and schizophrenia. *Brain and Cognition*, 23, 166-180. doi:10.1006/brcg.1993.1053
- de Gelder, B., & Rouw, R. (2000). Configural face processes in acquired and developmental prosopagnosia: Evidence for two separate face systems? *NeuroReport*, 11, 3145-3150.
- DeGutis, J., Wilmer, J., Mercado, R. J., & Cohan, S. (2013). Using regression to measure holistic face processing reveals a strong link with face recognition ability. *Cognition*, 126(1), 87-100. doi:10.1016/j.cognition.2012.09.004

- Duchaine, B., Germine, L., & Nakayama, K. (2007). Family resemblance: Ten family members with prosopagnosia and within-class object agnosia. *Cognitive Neuropsychology*, 24(4), 419-430. doi:10.1080/02643290701380491
- Duchaine, B., & Nakayama, K. (2006). The Cambridge Face Memory Test: Results for neurologically intact individuals and an investigation of its validity using inverted face stimuli and prosopagnosic participants. *Neuropsychologia*, 44(4), 576-585. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2005.07.001
- Fisher, K., Towler, J., & Eimer, M. (2016). Effects of contrast inversion on face perception depend on gaze location: Evidence from the N170 component. *Cognitive neuroscience*, 7(1-4), 128-137. doi:10.1080/17588928.2015.1053441
- Furl, N., Garrido, L., Dolan, R. J., Driver, J., & Duchaine, B. (2011). Fusiform gyrus face selectivity relates to individual differences in facial recognition ability. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 23(7), 1723-1740. doi:10.1162/jocn.2010.21545
- Garrido, L., Furl, N., Draganski, B., Weiskopf, N., Stevens, J., Tan, G. C. Y., ... & Duchaine, B. (2009). Voxel-based morphometry reveals reduced grey matter volume in the temporal cortex of developmental prosopagnosics. *Brain*, 132(12), 3443-3455. doi:10.1093/brain/awp271
- Gosselin, F., & Schyns, P. G. (2001). Bubbles: a technique to reveal the use of information in recognition tasks. *Vision research*, 41(17), 2261-2271. doi:10.1016/S0042-6989(01)00097-9
- Gosselin, F., Spezio, M., & Adolphs, R. (2013). Fear recognition in four patients with focal bilateral amygdala damage. *Journal of Vision*, 13(9), 584-584. doi:10.1167/13.9.584

- Guastella, A. J., Mitchell, P. B., & Dadds, M. R. (2008). Oxytocin increases gaze to the eye region of human faces. *Biological psychiatry*, 63(1), 3-5. doi:10.1016/j.biopsych.2007.06.026
- Hasson, U., Avidan, G., Deouell, L. Y., Bentin, S., & Malach, R. (2003). Face-selective activation in a congenital prosopagnosic subject. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 15(3), 419-431. doi:10.1162/089892903321593135
- Haxby, J. V., Hoffman, E. A., & Gobbini, M. I. (2000). The distributed human neural system for face perception. *Trends in cognitive sciences*, 4(6), 223-233. doi: 10.1016/S1364-6613(00)01482-0
- Hsiao, J. H. W., & Cottrell, G. (2008). Two fixations suffice in face recognition. *Psychological Science*, 19(10), 998-1006. doi:10.1111/j.1467-9280.2008.02191.x
- Kanwisher, N., McDermott, J., & Chun, M. M. (1997). The fusiform face area: a module in human extrastriate cortex specialized for face perception. *The Journal of neuroscience*, 17(11), 4302-4311.
- Kennerknecht, I., Grueter, T., Welling, B., Wentzek, S., Horst, J., Edwards, S., & Grueter, M. (2006). First report of prevalence of non-syndromic hereditary prosopagnosia (HPA). *American Journal of Medical Genetics Part A*, 140(15), 1617-1622. doi:10.1002/ajmg.a.31343
- Kennerknecht, I., Ho, N. Y., & Wong, V. C. (2008). Prevalence of hereditary prosopagnosia (HPA) in Hong Kong Chinese population. *American Journal of Medical Genetics Part A*, 146(22), 2863-2870. doi:10.1002/ajmg.a.32552

- Konar, Y., Bennett, P. J., & Sekuler, A. B. (2010). Holistic processing is not correlated with face-identification accuracy. *Psychological Science*, 21(1), 38-43. doi:10.1177/0956797609356508
- Lee, Y., Duchaine, B., Wilson, H. R., & Nakayama, K. (2010). Three cases of developmental prosopagnosia from one family: Detailed neuropsychological and psychophysical investigation of face processing. *Cortex*, 46(8), 949-964. doi:10.1016/j.cortex.2009.07.012
- Luh, K. E., Rueckert, L. M., & Levy, J. (1991). Perceptual asymmetries for free viewing of several types of chimeric stimuli. *Brain and cognition*, 16(1), 83-103. doi:10.1016/0278-2626(91)90087-O
- McCarthy, G., Puce, A., Gore, J. C., & Allison, T. (1997). Face-specific processing in the human fusiform gyrus. *Journal of cognitive neuroscience*, 9(5), 605-610. doi:10.1162/jocn.1997.9.5.605
- McConachie, H. R. (1976). Developmental prosopagnosia. A single case report. *Cortex*, 12(1), 76-82. doi:10.1016/S0010-9452(76)80033-0
- Murray, R. F., Bennett, P. J., & Sekuler, A. B. (2005). Classification images predict absolute efficiency. *Journal of Vision*, 5(2), 5-5. doi:10.1167/5.2.5.
- Polk, T. A., Park, J., Smith, M. R., & Park, D. C. (2007). Nature versus nurture in ventral visual cortex: a functional magnetic resonance imaging study of twins. *The Journal of Neuroscience*, 27(51), 13921-13925. doi:10.1523/JNEUROSCI.4001-07.2007

- Puce, A., Allison, T., Asgari, M., Gore, J. C., & McCarthy, G. (1996). Differential sensitivity of human visual cortex to faces, letterstrings, and textures: a functional magnetic resonance imaging study. *The Journal of Neuroscience*, 16(16), 5205-5215.
- Ramon, M., Busigny, T., Gosselin, F. & Rossion, B. (in press). All new kids on the block? Impairment of holistic processing of personally familiar faces in a kindergarten teacher with acquired prosopagnosia. *Visual Cognition*.
- Richler, J. J., Cheung, O. S., & Gauthier, I. (2011). Holistic Processing Predicts Face Recognition. *Psychological science*, 22(4), 464. doi:10.1177/0956797611401753
- Rimmele, U., Hediger, K., Heinrichs, M., & Klaver, P. (2009). Oxytocin makes a face in memory familiar. *The Journal of Neuroscience*, 29(1), 38-42. doi:10.1523/JNEUROSCI.4260-08.2009
- Royer, J., Blais, C., Gosselin, F., Duncan, J., & Fiset, D. (2015). When less is more: Impact of face processing ability on recognition of visually degraded faces. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 41(5), 1179. doi:10.1037/xhp0000095
- Russell, R., Duchaine, B., Nakayama, K. (2009). Super-recognizers : People with extraordinary face recognition ability. *Psychonomic Bulletin & Review*, 16, 252-257. doi:10.3758/PBR.16.2.252
- Savaskan, E., Ehrhardt, R., Schulz, A., Walter, M., & Schächinger, H. (2008). Post-learning intranasal oxytocin modulates human memory for facial identity. *Psychoneuroendocrinology*, 33(3), 368-374. doi:10.1016/j.psyneuen.2007.12.004

- Schmalzl, L., Palermo, R., Green, M., Brunsdon, R., & Coltheart, M. (2008). Training of familiar face recognition and visual scan paths for faces in a child with congenital prosopagnosia. *Cognitive Neuropsychology*, 25(5), 704-729. doi:10.1080/02643290802299350
- Schyns, P. G., Bonnar, L., & Gosselin, F. (2002). Show me the features! Understanding recognition from the use of visual information. *Psychological science*, 13(5), 402-409. doi:10.1111/1467-9280.00472
- Schwarzer, G., Huber, S., Grüter, M., Grüter, T., Groß, C., Hipfel, M., & Kennerknecht, I. (2007). Gaze behaviour in hereditary prosopagnosia. *Psychological Research*, 71(5), 583-590. doi:10.1007/s00426-006-0068-0
- Sekiguchi, T. (2011). Individual differences in face memory and eye fixation patterns during face learning. *Acta psychologica*, 137(1), 1-9. doi:10.1016/j.actpsy.2011.01.014
- Sergent, J., Ohta, S., & Macdonald, B. (1992). Functional neuroanatomy of face and object processing. *Brain*, 115(1), 15-36. doi:10.1093/brain/115.1.15
- Song, S., Garrido, L., Nagy, Z., Mohammadi, S., Steel, A., Driver, J., ... & Furl, N. (2015). Local but not long-range microstructural differences of the ventral temporal cortex in developmental prosopagnosia. *Neuropsychologia*, 78, 195-206. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2015.10.010
- Susilo, T., & Duchaine, B. (2013). Advances in developmental prosopagnosia research. *Current opinion in neurobiology*, 23(3), 423-429. doi:10.1016/j.conb.2012.12.011

- Tanaka, J. W., & Farah, M. J. (1993). Parts and wholes in face recognition. *The Quarterly journal of experimental psychology*, 46(2), 225-245. doi:10.1080/14640749308401045
- Thomas, C., Avidan, G., Humphreys, K., Jung, K. J., Gao, F., & Behrmann, M. (2009). Reduced structural connectivity in ventral visual cortex in congenital prosopagnosia. *Nature neuroscience*, 12(1), 29. doi:10.1038/nn.2224
- Turano, M. T., Marzi, T., & Viggiano, M. P. (2016). Individual differences in face processing captured by ERPs. *International Journal of Psychophysiology*, 101, 1-8. doi:10.1016/j.ijpsycho.2015.12.009
- Willenbockel, V., Sadr, J., Fiset, D., Horne, G. O., Gosselin, F., & Tanaka, J. W. (2010). Controlling low-level image properties: the SHINE toolbox. *Behavior research methods*, 42(3), 671-684. doi:10.3758/BRM.42.3.671
- Wang, R., Li, J., Fang, H., Tian, M., & Liu, J. (2012). Individual differences in holistic processing predict face recognition ability. *Psychological Science*, 23(2), 169-177. doi:10.1177/0956797611420575
- White D, Kemp RI, Jenkins R, Matheson M, Burton AM (2014) Passport Officers' Errors in Face Matching. *PLoS ONE* 9(8): e103510. doi:10.1371/journal.pone.0103510
- Yardley, L., McDermott, L., Pisarski, S., Duchaine, B., & Nakayama, K. (2008). Psychosocial consequences of developmental prosopagnosia: A problem of recognition. *Journal of psychosomatic research*, 65(5), 445-451. doi:10.1016/j.jpsychores.2008.03.013
- Yin, R. K. (1969). Looking at upside-down faces. *Journal of experimental psychology*, 81(1), 141. doi:10.1037/h0027474

- Young, A. W., Hellawell, D., & Hay, D. C. (1987). Configurational information in face perception. *Perception*, 16, 747-759.
- Zhu, Q., Song, Y., Hu, S., Li, X., Tian, M., Zhen, Z., ... & Liu, J. (2010). Heritability of the specific cognitive ability of face perception. *Current Biology*, 20(2), 137-142.

Discussion

Nous avons, pour la première fois, étudié la nature de la relation entre l'utilisation d'information visuelle et plusieurs indices de performance pour la reconnaissance des visages. Des individus avec lésions cérébrales ont été évaluées précédemment (e.g. prosopagnosie acquise: Caldara et al., 2005; Ramon et al., in press; et lésions des amygdales: Adolphs et al., 2005; Gosselin, Spezio, & Adolphs, 2013), mais la façon dont l'utilisation d'information visuelle affecte les habiletés chez des individus neurotypiques n'avait jamais été étudiée. Les présents résultats montrent de forts liens entre l'information qui est utilisée et les habiletés pour l'identification des visages. En effet, nous pouvons prédire 59% des variations dans les habiletés à partir des régions du visage utilisées par les participants.

Nature des liens entre les régions du visage utilisées et les habiletés

La région des yeux a été ciblée, dans des études précédente, comme étant très importante pour le traitement des visages (Butler et al., 2010; Caldara et al., 2005; Schyns, Bonnar, & Gosselin, 2002), et il a été rapporté qu'une participante souffrant de prosopagnosie acquise ne fait presque aucune utilisation des yeux (Caldara et al., 2005; Ramon et al., in press). Ces résultats sont quelque peu anecdotiques, et il n'est pas clair s'ils s'appliquent aux individus neurotypiques. Nous savons, par contre, que l'information visuelle provenant des yeux est, en moyenne, la plus utilisée pour reconnaître l'identité d'un visage (Butler et al., 2010; Caldara et al., 2005; Gosselin & Schyns, 2001; Schyns, Bonnar, & Gosselin, 2002), et nous répliquons entièrement ces résultats (Figure 2D). Cependant, l'information utilisée en moyenne par des observateurs n'est pas nécessairement reliée avec la performance de ces observateurs.

Notre design expérimental et notre large échantillon nous permet d'aller plus loin. Ici, une régression de deuxième ordre a été utilisée pour déterminer les liens entre les images de classifications individuelles et une variable additionnelle, c'est-à-dire les habiletés pour la reconnaissance des visages. Cette méthode n'avait jamais été utilisée précédemment et nous trouvons des liens importants entre l'utilisation de la région des yeux et ces habiletés. Ces résultats sont cohérents avec des résultats antérieurs montrant que les yeux sont les plus importants pour reconnaître un visage, et que les prosopagnosiques développementaux ne sont pas aussi sensibles à une inversion de contraste dans la région des yeux que les contrôles (Fisher, Towler, & Eimer, 2016).

La relation avec les habiletés semble être plus forte pour l'œil gauche – du point de vue de l'observateur – comparativement à l'œil droit : l'utilisation de l'œil gauche prédit significativement l'indice général d'habiletés ($p < .01$), alors que l'utilisation de l'œil droit non. Le traitement des visages est latéralisé à l'hémisphère cérébral droit (Kanwisher, McDermott, & Chun, 1997; Puce et al., 1996; Sergent et al., 1992), et la moitié gauche du visage tend à avoir plus de poids dans les jugements portés sur les visages (Burt & Perrett, 1997; David, 1993; Luh et al., 1991). Nos résultats suggèrent, donc, que cette latéralisation pourrait être plus prononcée chez les personnes dont les habiletés sont meilleures.

Quand les patrons d'utilisation d'information sont utilisés pour prédire les indices qui sont plus reliés à la perception des visages et non à leur mémorisation (i.e. CFPT et le nombre de bulles), la relation est plus forte pour l'œil droit que l'œil gauche. Il est possible que la latéralisation de l'utilisation des yeux dépende de la tâche spécifique évaluée.

En plus des liens trouvés avec la région des yeux, nous trouvons aussi une corrélation entre les habiletés et l'utilisation de la région de la bouche. Ceci est évident à partir des

résultats de la régression de deuxième ordre : les valeurs bêtas situés dans la région de la bouche sont relativement hauts, quoique non-significatifs, pour prédire tous les indices d'habiletés, sauf lors de la prédiction du nombre de bulles. Néanmoins, pour les cinq régressions effectuées, l'utilisation d'au moins un des deux yeux prédit significative la performance, alors que l'utilisation de la bouche ne permet pas significativement de prédire les habiletés, dans aucun des cas.

Nous notons aussi la présence de relations négatives entre l'utilisation de certaines régions et les habiletés (voir Figure 6). En effet, les régressions linéaires multiples effectuées dans la Figure 6 ont résulté en deux régions dont l'utilisation est significativement reliée à une diminution des habiletés (bleu) : le côté gauche du visage en prédisant le score au CFPT, et le côté droit du sommet du visage en prédisant le nombre de bulles. Ces régions ne font définitivement pas partie des régions internes principales du visage, mais il est possible que les participants dont les habiletés sont pauvres fassent usage du contour des visages. Cependant, la même région qui est négativement reliée aux habiletés pour prédire le nombre de bulles l'est positivement pour prédire de nombre de célébrités reconnues par les participants. Il est possible que l'utilisation du contour ait aidé certains participants à reconnaître un plus grand nombre de personnes célèbres.

Spectre continu d'habiletés en reconnaissance des visages

Nos résultats montrent, donc, une relation linéaire entre l'utilisation efficace de l'information des yeux et de la bouche et les habiletés pour la reconnaissance des visages, à partir des pires habiletés – les prosopagnosiques développementaux – jusqu'aux meilleures – la super-reconnaissance. Comme il a été expliqué dans l'introduction, plusieurs résultats

supportent l'idée que les prosopagnosiques développementaux et les SR représentent les deux extrêmes d'un spectre d'habiletés qui inclue toutes les personnes neurotypiques et qui suit une courbe normale. Peu d'études ont, pour l'instant, investigué directement la question en testant des participants provenant du spectre complet d'habiletés. Récemment, Bobak et al. (2016) s'y sont intéressé en enregistrant les fixations oculaires chez des participants prosopagnosiques développementaux, contrôles et SR. Leurs résultats les ont menés à proposer que les SR représentent un extrême du spectre normal des habiletés, puisque le temps passé à fixer le nez corrélait avec les scores au CFMT au travers des participants normaux, et que les participants SR fixaient le nez plus longtemps que les autres. Cependant, leurs résultats montrent aussi que les prosopagnosiques développementaux fixent plus longtemps le nez que les contrôles. Puisque ce résultat est contraire à la corrélation positive générale entre les fixations sur le nez et les habiletés, ces auteurs concluent que les prosopagnosiques développementaux font probablement partie d'un groupe qualitativement différent.

Si Bobak et al. (2016) concluent que les habiletés sont reliées à passer plus de temps à fixer le nez, Sekiguchi (2011) conclut que la bouche est fixée plus longtemps par les meilleurs sujets (non-extrêmes) lors de l'identification des visages, et les yeux lors de la mémorisation des visages à partir d'un enregistrement vidéo. Noter que, pour ce qui est du temps passé à fixer la bouche, Bobak et al. (2016) obtenaient une tendance négative ($p=.05$), le contraire des résultats de Sekiguchi (2011).

Ces incohérences pourraient être le résultat de différences méthodologiques entre les études : dans l'une, les sujets devaient regarder librement des scènes contenant des personnes (Bobak et al., 2016), alors que dans l'autre, les participants devaient apprendre une série d'identités au travers d'enregistrements vidéo, puis reconnaître ces visages dans des

photographies (Sekiguchi, 2011). Or, dans les deux études, les fixations sur les visages étaient analysées sur l'entièreté de 5 secondes de présentation des stimuli (20 secondes dans la phase d'apprentissage dans Sekiguchi, 2011). Après les 2 premières fixations sur un visage, assez d'information visuelle a été extraite pour l'identifier (Hsiao & Cottrell, 2008); les fixations subséquentes n'améliorent pas la performance et ont probablement peu de signification fonctionnelle. Alors, comme Bobak et al. (2016) le supposent, fixer le centre du visage est possiblement idéal pour traiter les autres régions du visage en périphérie, mais il est difficile d'interpréter la signification de ces fixations, puisqu'elles étaient évaluées pendant une longue période.

Ici, nous avons évalué directement l'utilisation d'information. Nos données nous éclairent donc sur l'information visuelle même dont l'extraction sous-tend le traitement des visages. Les résultats supportent l'idée d'un spectre continu d'habiletés pour la reconnaissance des visages. En effet, les SR et les prosopagnosiques développementaux n'utilisent pas d'information qualitativement différente, mais leurs stratégies sont plus ou moins semblables à un patron d'informations visuelles utilisées qui se ressemblent parmi le spectre complet d'habiletés. De façon plus spécifique, plus les participants utilisent les régions des yeux et de la bouche (spécialement l'œil gauche), meilleures sont leurs habiletés pour reconnaître les visages.

Dans la figure 4 de l'article, qui illustre l'utilisation d'information par chaque participant, on peut remarquer facilement que le même patron est généralement utilisé au travers des participants. Ce patron prédominant est l'utilisation des yeux et de la bouche, comme observé dans les études précédentes (Butler et al., 2010; Caldara et al., 2005; Schyns, Bonnar, & Gosselin, 2002). Chez les participants moins habiles (situés au haut de la figure 4),

comme chez les participants plus habiles (situés au bas de la figure 4), ce patron est utilisé : ces régions ont un score z plus élevé par rapport aux autres régions. Cependant, ces scores z sont plus hauts chez les participants plus habiles (au bas de la figure 4), et ces variations dans le score z des mêmes régions permettent de prédire les habiletés (figure 6). En pratique, les variations en scores z signifient que les participants répondent correctement de façon plus systématique lorsque ces régions étaient révélées par les bulles. Ainsi, le plus systématiquement (ou efficacement) les participants utilisent l'information visuelle des yeux et de la bouche, meilleure sera sa performance pour reconnaître les visages.

Conclusion

Le but du projet était d'étudier la nature des liens entre l'utilisation d'information faciale et les habiletés pour la reconnaissance des visages. Alors qu'il était évident qu'un lien devait exister entre les deux variables, nous ne savions pas exactement comment l'information visuelle utilisée affecterait les habiletés chez des individus neurotypiques. Les habiletés ont été d'abord mesurées grâce à quatre indices dans un large échantillon de participants, puis les informations visuelles qu'ils utilisent ont été évaluées en utilisant la méthode des Bulles. Les résultats ne montrent pas de différences qualitatives, mais plutôt des différences quantitatives dans le niveau auquel la même information visuelle est utilisée, au travers du spectre d'habiletés. La prochaine étape de ce projet consistera à vérifier s'il est possible d'améliorer les habiletés pour la reconnaissance des visages en entraînant des participants à utiliser efficacement l'information utile, utilisant un nombre de différentes techniques pour l'entraînement. Ceci serait particulièrement utile pour les personnes prosopagnosiques ou pour

les personnes employées dans des positions de sécurité où la reconnaissance des visages peut avoir des répercussions majeures.

Références

- Adolphs, R., Gosselin, F., Buchanan, T. W., Tranel, D., Schyns, P., & Damasio, A. R. (2005). A mechanism for impaired fear recognition after amygdala damage. *Nature*, 433(7021), 68-72. doi:10.1038/nature03086
- Adolphs, R., Sears, L., & Piven, J. (2001). Abnormal processing of social information from faces in autism. *Journal of cognitive neuroscience*, 13(2), 232-240. doi:10.1162/089892901564289
- Andari, E., Duhamel, J. R., Zalla, T., Herbrecht, E., Leboyer, M., & Sirigu, A. (2010). Promoting social behavior with oxytocin in high-functioning autism spectrum disorders. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(9), 4389-4394. doi:10.1073/pnas.0910249107
- Avidan, G., & Behrmann, M. (2009). Functional MRI reveals compromised neural integrity of the face processing network in congenital prosopagnosia. *Current biology*, 19(13), 1146-1150. doi:10.1016/j.cub.2009.04.060
- Avidan, G., Hasson, U., Malach, R., & Behrmann, M. (2005). Detailed exploration of face-related processing in congenital prosopagnosia: 2. Functional neuroimaging findings. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 17(7), 1150-1167. doi:10.1162/0898929054475145
- Avidan, G., Tanzer, M., Hadj-Bouziane, F., Liu, N., Ungerleider, L. G., & Behrmann, M. (2014). Selective dissociation between core and extended regions of the face processing network in congenital prosopagnosia. *Cerebral Cortex*, 24(6), 1565-1578. doi:10.1093/cercor/bht007

- Barton, J. J., Radcliffe, N., Cherkasova, M. V., & Edelman, J. A. (2007). Scan patterns during the processing of facial identity in prosopagnosia. *Experimental brain research*, 181(2), 199-211. doi:10.1007/s00221-007-0923-2
- Bate, S., Cook, S. J., Duchaine, B., Tree, J. J., Burns, E. J., & Hodgson, T. L. (2014). Intranasal inhalation of oxytocin improves face processing in developmental prosopagnosia. *Cortex*, 50, 55-63. doi:10.1016/j.cortex.2013.08.006
- Behrmann, M., Avidan, G., Gao, F., & Black, S. (2007). Structural imaging reveals anatomical alterations in inferotemporal cortex in congenital prosopagnosia. *Cerebral Cortex*, 17(10), 2354-2363. doi:10.1093/cercor/bhl144
- Behrmann, M., Avidan, G., Marotta, J. J., & Kimchi, R. (2005). Detailed exploration of face-related processing in congenital prosopagnosia: 1. Behavioral findings. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 17(7), 1130-1149.
- Bentin, S., & Deouell, L. Y. (2000). Structural encoding and identification in face processing: ERP evidence for separate mechanisms. *Cognitive Neuropsychology*, 17(1-3), 35-55. doi:10.1080/026432900380472
- Bobak, A. K., Hancock, P. J., & Bate, S. (2016). Super-recognisers in Action: Evidence from Face-matching and Face Memory Tasks. *Applied Cognitive Psychology*, 30(1), 81-91. doi:10.1002/acp.3170
- Bobak, A. K., Parris, B. A., Gregory, N. J., Bennetts, R. J., & Bate, S. (2016). Eye-movement strategies in developmental prosopagnosia and “super” face recognition. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 1-17. doi:10.1080/17470218.2016.1161059

- Burt, D. M., & Perrett, D. I. (1997). Perceptual asymmetries in judgements of facial attractiveness, age, gender, speech and expression. *Neuropsychologia*, 35, 685–693. doi:10.1016/S0028-3932(96)00111-X
- Burton, A. M., Wilson, S., Cowan, M., & Bruce, V. (1999). Face recognition in poor-quality video: Evidence from security surveillance. *Psychological Science*, 10(3), 243-248. doi:10.1111/1467-9280.00144
- Burton, A. M., White, D., & McNeill, A. (2010). The Glasgow face matching test. *Behavior Research Methods*, 42(1), 286-291. doi:10.3758/BRM.42.1.286
- Butler, S., Blais, C., Gosselin, F., Bub, D., & Fiset, D. (2010). Recognizing famous people. *Attention, Perception, & Psychophysics*, 72(6), 1444-1449. doi:10.3758/APP.72.6.1444
- Caldara, R., Schyns, P., Mayer, E., Smith, M. L., Gosselin, F., & Rossion, B. (2005). Does prosopagnosia take the eyes out of face representations? Evidence for a defect in representing diagnostic facial information following brain damage. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 17(10), 1652-1666. doi:10.1162/089892905774597254
- Dalrymple, K. A., Oruc, I., Duchaine, B., Pancaroglu, R., Fox, C. J., Iaria, G., ... & Barton, J. J. (2011). The anatomic basis of the right face-selective N170 in acquired prosopagnosia: a combined ERP/fMRI study. *Neuropsychologia*, 49(9), 2553-2563.
- David, A. S. (1993). Spatial and selective attention in the cerebral hemispheres in depression, mania, and schizophrenia. *Brain and Cognition*, 23, 166–180. doi:10.1006/brcg.1993.1053
- de Gelder, B., & Rouw, R. (2000). Configural face processes in acquired and developmental prosopagnosia: Evidence for two separate face systems? *NeuroReport*, 11, 3145-3150.

- DeGutis, J., Wilmer, J., Mercado, R. J., & Cohan, S. (2013). Using regression to measure holistic face processing reveals a strong link with face recognition ability. *Cognition*, 126(1), 87-100. doi:10.1016/j.cognition.2012.09.004
- Duchaine, B., Germine, L., & Nakayama, K. (2007). Family resemblance: Ten family members with prosopagnosia and within-class object agnosia. *Cognitive neuropsychology*, 24(4), 419-430. doi:10.1080/02643290701380491
- Duchaine, B., & Nakayama, K. (2005). Dissociations of face and object recognition in developmental prosopagnosia. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 17(2), 249-261. doi:10.1162/0898929053124857
- Duchaine, B., & Nakayama, K. (2006). The Cambridge Face Memory Test: Results for neurologically intact individuals and an investigation of its validity using inverted face stimuli and prosopagnosic participants. *Neuropsychologia*, 44(4), 576-585.
- Duchaine, B. C., Yovel, G., Butterworth, E. J., & Nakayama, K. (2006). Prosopagnosia as an impairment to face-specific mechanisms: Elimination of the alternative hypotheses in a developmental case. *Cognitive Neuropsychology*, 23(5), 714-747. doi:10.1080/02643290500441296
- Duchaine, B., Yovel, G., & Nakayama, K. (2007). No global processing deficit in the Navon task in 14 developmental prosopagnosics. *Social cognitive and affective neuroscience*, 2(2), 104. doi:10.1093/scan/nsm003

- Fisher, K., Towler, J., & Eimer, M. (2016). Effects of contrast inversion on face perception depend on gaze location: Evidence from the N170 component. *Cognitive neuroscience*, 7(1-4), 128-137. doi:10.1080/17588928.2015.1053441
- Furl, N., Garrido, L., Dolan, R. J., Driver, J., & Duchaine, B. (2011). Fusiform gyrus face selectivity relates to individual differences in facial recognition ability. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 23(7), 1723-1740. doi:10.1162/jocn.2010.21545
- Garrido, L., Furl, N., Draganski, B., Weiskopf, N., Stevens, J., Tan, G. C. Y., ... & Duchaine, B. (2009). Voxel-based morphometry reveals reduced grey matter volume in the temporal cortex of developmental prosopagnosics. *Brain*, 132(12), 3443-3455. doi:10.1093/brain/awp271
- Gosselin, F., & Schyns, P. G. (2001). Bubbles: a technique to reveal the use of information in recognition tasks. *Vision research*, 41(17), 2261-2271. doi:10.1016/S0042-6989(01)00097-9
- Gosselin, F., Spezio, M., & Adolphs, R. (2013). Fear recognition in four patients with focal bilateral amygdala damage. *Journal of Vision*, 13(9), 584-584. doi:10.1167/13.9.584
- Guastella, A. J., Mitchell, P. B., & Dadds, M. R. (2008). Oxytocin increases gaze to the eye region of human faces. *Biological psychiatry*, 63(1), 3-5. doi:10.1016/j.biopsych.2007.06.026
- Harris, A. M., Duchaine, B. C., & Nakayama, K. (2005). Normal and abnormal face selectivity of the M170 response in developmental prosopagnosics. *Neuropsychologia*, 43(14), 2125-2136. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2005.03.017

- Hasson, U., Avidan, G., Deouell, L. Y., Bentin, S., & Malach, R. (2003). Face-selective activation in a congenital prosopagnosic subject. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 15(3), 419-431. doi:10.1162/089892903321593135
- Haxby, J. V., Hoffman, E. A., & Gobbini, M. I. (2000). The distributed human neural system for face perception. *Trends in cognitive sciences*, 4(6), 223-233. doi: 10.1016/S1364-6613(00)01482-0
- Hsiao, J. H. W., & Cottrell, G. (2008). Two fixations suffice in face recognition. *Psychological Science*, 19(10), 998-1006. doi:10.1111/j.1467-9280.2008.02191.x
- Joyce, C.A. (2001). Saving faces: Using eye movement, ERP, and SCR measures of face processing and recognition to investigate eyewitness identification. *Dissertation Abstracts International B: The Sciences and Engineering*, 61 (08), 4440. (UMI No.72775540)
- Kanwisher, N., McDermott, J., & Chun, M. M. (1997). The fusiform face area: a module in human extrastriate cortex specialized for face perception. *The Journal of neuroscience*, 17(11), 4302-4311.
- Kennerknecht, I., Grueter, T., Welling, B., Wentzek, S., Horst, J., Edwards, S., & Grueter, M. (2006). First report of prevalence of non-syndromic hereditary prosopagnosia (HPA). *American Journal of Medical Genetics Part A*, 140(15), 1617-1622. doi:10.1002/ajmg.a.31343
- Kennerknecht, I., Ho, N. Y., & Wong, V. C. (2008). Prevalence of hereditary prosopagnosia (HPA) in Hong Kong Chinese population. *American Journal of Medical Genetics Part A*, 146(22), 2863-2870. doi:10.1002/ajmg.a.32552

- Konar, Y., Bennett, P. J., & Sekuler, A. B. (2010). Holistic processing is not correlated with face-identification accuracy. *Psychological Science*, 21(1), 38-43.
doi:10.1177/0956797609356508
- Kress, T., & Daum, I. (2003). Event-related potentials reflect impaired face recognition in patients with congenital prosopagnosia. *Neuroscience letters*, 352(2), 133-136.
doi:10.1016/j.neulet.2003.08.047
- Lee, Y., Duchaine, B., Wilson, H. R., & Nakayama, K. (2010). Three cases of developmental prosopagnosia from one family: Detailed neuropsychological and psychophysical investigation of face processing. *Cortex*, 46(8), 949-964.
doi:10.1016/j.cortex.2009.07.012
- Luh, K. E., Rueckert, L. M., & Levy, J. (1991). Perceptual asymmetries for free viewing of several types of chimeric stimuli. *Brain and cognition*, 16(1), 83-103.
doi:10.1016/0278-2626(91)90087-O
- McCarthy, G., Puce, A., Gore, J. C., & Allison, T. (1997). Face-specific processing in the human fusiform gyrus. *Journal of cognitive neuroscience*, 9(5), 605-610.
doi:10.1162/jocn.1997.9.5.605
- McConachie, H. R. (1976). Developmental prosopagnosia. A single case report. *Cortex*, 12(1), 76-82. doi:10.1016/S0010-9452(76)80033-0
- McKone, E., Hall, A., Pidcock, M., Palermo, R., Wilkinson, R. B., Rivolta, D., ... & O'Connor, K. B. (2011). Face ethnicity and measurement reliability affect face recognition performance in developmental prosopagnosia: Evidence from the

- Cambridge Face Memory Test–Australian. *Cognitive neuropsychology*, 28(2), 109-146. doi:10.1080/02643294.2011.616880
- Minnebusch, D. A., Suchan, B., Ramon, M., & Daum, I. (2007). Event-related potentials reflect heterogeneity of developmental prosopagnosia. *European Journal of Neuroscience*, 25(7), 2234-2247. doi:10.1111/j.1460-9568.2007.05451.x
- Murray, R. F., Bennett, P. J., & Sekuler, A. B. (2005). Classification images predict absolute efficiency. *Journal of Vision*, 5(2), 5-5. doi:10.1167/5.2.5.
- Nunn, J. A., Postma, P., & Pearson, R. (2001). Developmental prosopagnosia: should it be taken at face value?. *Neurocase*, 7(1), 15-27. doi:10.1093/neucas/7.1.15
- Puce, A., Allison, T., Asgari, M., Gore, J. C., & McCarthy, G. (1996). Differential sensitivity of human visual cortex to faces, letterstrings, and textures: a functional magnetic resonance imaging study. *The Journal of Neuroscience*, 16(16), 5205-5215.
- Ramon, M., Busigny, T., Gosselin, F. & Rossion, B. (in press). All new kids on the block? Impairment of holistic processing of personally familiar faces in a kindergarten teacher with acquired prosopagnosia. *Visual Cognition*.
- Richler, J. J., Cheung, O. S., & Gauthier, I. (2011). Holistic Processing Predicts Face Recognition. *Psychological science*, 22(4), 464. doi:10.1177/0956797611401753
- Righart, R., & de Gelder, B. (2007). Impaired face and body perception in developmental prosopagnosia. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(43), 17234-17238. doi: 10.1073/pnas.0707753104

- Rimmele, U., Hediger, K., Heinrichs, M., & Klaver, P. (2009). Oxytocin makes a face in memory familiar. *The Journal of Neuroscience*, 29(1), 38-42.
doi:10.1523/JNEUROSCI.4260-08.2009
- Russell, R., Duchaine, B., & Nakayama, K. (2009). Super-recognizers: People with extraordinary face recognition ability. *Psychonomic bulletin & review*, 16(2), 252-257.
doi:10.3758/PBR.16.2.252
- Savaskan, E., Ehrhardt, R., Schulz, A., Walter, M., & Schächinger, H. (2008). Post-learning intranasal oxytocin modulates human memory for facial identity. *Psychoneuroendocrinology*, 33(3), 368-374.
doi:10.1016/j.psyneuen.2007.12.004
- Schmalzl, L., Palermo, R., Green, M., Brunsdon, R., & Coltheart, M. (2008). Training of familiar face recognition and visual scan paths for faces in a child with congenital prosopagnosia. *Cognitive Neuropsychology*, 25(5), 704-729.
doi:10.1080/02643290802299350
- Schwarzer, G., Huber, S., Grüter, M., Grüter, T., Groß, C., Hipfel, M., & Kennerknecht, I. (2007). Gaze behaviour in hereditary prosopagnosia. *Psychological Research*, 71(5), 583-590. doi:10.1007/s00426-006-0068-0
- Schyns, P. G., Bonnar, L., & Gosselin, F. (2002). Show me the features! Understanding recognition from the use of visual information. *Psychological science*, 13(5), 402-409.
doi:10.1111/1467-9280.00472

- Sekiguchi, T. (2011). Individual differences in face memory and eye fixation patterns during face learning. *Acta psychologica*, 137(1), 1-9. doi:10.1016/j.actpsy.2011.01.014
- Sergent, J., Ohta, S., & Macdonald, B. (1992). Functional neuroanatomy of face and object processing. *Brain*, 115(1), 15-36. doi:10.1093/brain/115.1.15
- Song, S., Garrido, L., Nagy, Z., Mohammadi, S., Steel, A., Driver, J., ... & Furl, N. (2015). Local but not long-range microstructural differences of the ventral temporal cortex in developmental prosopagnosia. *Neuropsychologia*, 78, 195-206. doi:10.1016/j.neuropsychologia.2015.10.010
- Susilo, T., & Duchaine, B. (2013). Advances in developmental prosopagnosia research. *Current opinion in neurobiology*, 23(3), 423-429. doi:10.1016/j.conb.2012.12.011
- Tanaka, J. W., & Farah, M. J. (1993). Parts and wholes in face recognition. *The Quarterly journal of experimental psychology*, 46(2), 225-245. doi:10.1080/14640749308401045
- Thomas, C., Avidan, G., Humphreys, K., Jung, K. J., Gao, F., & Behrmann, M. (2009). Reduced structural connectivity in ventral visual cortex in congenital prosopagnosia. *Nature neuroscience*, 12(1), 29. doi:10.1038/nn.2224
- Wang, R., Li, J., Fang, H., Tian, M., & Liu, J. (2012). Individual differences in holistic processing predict face recognition ability. *Psychological Science*, 23(2), 169-177. doi:10.1177/0956797611420575
- White D., Kemp R.I., Jenkins R., Matheson M., Burton A.M. (2014). Passport officers' errors in face matching. *PLoS ONE* 9(8): e103510. doi:10.1371/journal.pone.0103510

- White, D., Rivolta, D., Burton, A. M., Al-Janabi, S., & Palermo, R. (2016). Face matching impairment in developmental prosopagnosia. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 1-11. doi:10.1080/17470218.2016.1173076
- Wilmer, J. B., Germine, L., Chabris, C. F., Chatterjee, G., Williams, M., Loken, E., ... & Duchaine, B. (2010). Human face recognition ability is specific and highly heritable. *Proceedings of the National Academy of sciences*, 107(11), 5238-5241. doi:10.1073/pnas.0913053107
- Yardley, L., McDermott, L., Pisarski, S., Duchaine, B., & Nakayama, K. (2008). Psychosocial consequences of developmental prosopagnosia: A problem of recognition. *Journal of psychosomatic research*, 65(5), 445-451. doi:10.1016/j.jpsychores.2008.03.013
- Yin, R. K. (1969). Looking at upside-down faces. *Journal of experimental psychology*, 81(1), 141. doi:10.1037/h0027474
- Young, A. W., Hellawell, D., & Hay, D. C. (1987). Configurational information in face perception. *Perception*, 16, 747-759.